Morphologische Arbeiten.

Herausgegeben

von

Dr. Gustav Schwalbe,
Professor der Anatomie und Director des anatomischen Instituts
an der Universität zu Strassburg i/Els.

SIEBENTER BAND.

Mit 23 Tafeln und 118 Figuren im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

Seite

Mehnert, Dr. Ernst, Kainogenese eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung in Folge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigenthümlichkeiten. Mit Tafel I—III und 21 Textabbildungen . . . 1

Schmidt, Dr. Hugo, Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Mit Tafel IV u. V 157

Heidenhain, Dr. M. und **Cohn, Dr. Theodor,** Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältniss zum Spannungsgesetz. Mit 4 Figuren im Texte 200

Heidenhain, Dr. Martin, Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen. Mit 20 Abbildungen im Text 225

Zweites Heft.

Heidenhain, Dr. Martin, Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. Mit 27 Abbildungen im Text 281

Dauen, Johannes, Ueber eine rudimentäre Drüse beim weiblichen Triton. Mit 13 Figuren im Text 366

Bartholdy, Kurt, Die Arterien der Nerven. Mit Tafel VI—XV 393

Pfitzner, Dr. W., Ein Fall von Verdoppelung des Zeigefingers. Mit Tafel XVI 459

Pfitzner, Dr. W., Ein Beitrag zur Kenntniss der sekundären Geschlechtsunterschiede beim Menschen. Mit 4 Textfiguren in Zinkotypie 473

Drittes Heft.

Thilenius, Dr. G., Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis. Mit Tafel XVII u. XVIII 515

Friedmann, Emil, Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Mit 16 Abbildungen im Texte 545

Münch, Francis E., Ueber die Entwicklung des Knorpels des äusseren Ohres. Mit Tafel XIX—XXI 583

Weber, Siegfried, Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern, mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere. Mit Tafel XXII—XXIII 611

Frédéric, J., Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Aeste der Aorta descendens beim Menschen. Mit 13 Textfiguren 691

21448

Kainogenese

eine gesetzmässige

Abänderung der embryonalen Entfaltung

in Folge von

erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigenthümlichkeiten.

Eine biologische Studie

von

Dr. **Ernst Mehnert.**
Privatdocent an der Universität Strassburg i. Els.

Hierzu Tafel I—III und 21 Textabbildungen.

Einleitung. S. 4—9.

Perioden in dem Ausbaue der Embryologie. — Deutung der Kainogenese als Fälschung der Ontogenese. — Willkürlichkeit dieses Verfahrens. — Mechanische Ableitung der Kainogenese. — Möglichkeit einer Unterscheidung von Palingenese und Kainogenese durch Feststellung der embryonalen Variationsbreite. — Plan der Untersuchung. — Prüfungsmaterial.

Specielle Befunde.

A. Entfaltung des Extremitätenskelettes bei Emys lutaria taurica. S. 9—21.

Primitive Kürze aller Skeletknorpel. — Differenzirung in Querreihen. — Distale Aufeinanderfolge im Entstehen. — Retardation des Pisiforme, Radiale externum, der Centralia carpi und tarsi. — Zusammenfassung.

B. Entfaltung der hinteren Extremität von Struthio. S. 21—28.

Zusammensetzung beim Nestjungen — Aeussere Formverhältnisse. — Beschleunigtes Wachsthum der Höcker für die bleibenden Zehen. — Serienprüfung. — Uebereinstimmung mit Emys. — Abweichungen. — Retardation der Randzehen. — Retardation inkonstanter Elemente: Intertarsaler Sesamknorpel. — Zusammenfassung.

C. Entfaltung des Straussenflügels. S. 28—34.

Flügel des Nestjungen. — Aeussere Formverhältnisse. — Serienprüfung. — Uebereinstimmung mit der hinteren Extremität. — Pentadactyle Anlage. — Aus-

bildung des dritten Fingers zur Achse. — Retardirte Entfaltung der Randfinger und des Intermedium carpi. — Nachweis von Krallen beim zweiten und dritten Finger. — Zusammenfassung.

D. Unterschiede der Entfaltungsenergie von vorderer und hinterer Extremität. S. 34—40.

Acceleration der vorderen Extremität bei Selachiern, Amphibien, Reptilien, Carinaten und Säugethieren. — Retardation derselben Gliedmaassen bei Struthio und Apteryx. — Tabelle.

E. Entfaltung der Säugethier- und Carinaten-Extremitäten. S. 40—52.

Pentadactyle Formen. — Acceleration des Metacarpus und Metatarsus. — Reducirte Extremitäten. — Pentadactyle Anlage derselben. — Flügel der Carinaten. — Extremitäten der Ungulaten und Proboscidier. — Acceleration der bleibenden, Retardation der transitorischen Strahlen.

F. Entfaltung des Extremitätenskelets bei Amphibien. S. 52—59.

Formähnlichkeit mit reducirten Extremitäten. — Vorknorplige Anlage. — Acceleration der progredienten radialen und tibialen Strahlen. — Retardation der in der Phylogenese regressiven fibularen und ulnaren Strahlen. — Acceleration des progressiven Metacarpus und Metatarsus. — Kainogenetischer Typus der Entfaltung der Amphibienextremitäten.

Allgemeine Betrachtungen.

A. Ursprünglichkeit des Entfaltungstypus der Emyshand. S. 59—62.

Schaufelform. — Primitive Kürze aller Skeletstücke. — Distale Aufeinanderfolge der Verknorpelungscentren. — Uebereinstimmung mit Selachiern. — Differenzirung in Querreihen. — Intermedium antebrachii und cruris. — Analogien mit Ophtalmosauriden.

B. Ontogenetische Beschleunigung der Entfaltung. S. 62—70.

Zunehmende Acceleration des Metacarpus und Metatarsus mit progressiv phyletischer Entwicklung. — Tabelle. — Acceleration des Verknöcherungsprozesses bei progredienten Componenten des Tarsus. — Ableitung der Acceleration von phyletischer Progredienz. — Erscheinungsform der Acceleration als sogenannte connascente Anlage.

C. Ontogenetische Verlangsamung der Entfaltung. S. 70—82.

Bisherige Verwerthung der Ontogenese zur Stütze von Extremitätentheorien. — Kritik dereslben. — Retardation rudimentärer Strahlen. — Tabelle. — Retardation rudimentärer, regressiver und inkonstanter Carpal- und Tarsalelemente. — Retardation ganzer Organe (Weisheitszahn). — Retardation ganzer Extremitäten. — Retardation einzelner Abschnitte eines Skeletstückes. — Verschiedenheiten der Verknorpelung von Carpus und Tarsus. — Verspätung der Verknorpelung, ein Zeichen retardirter Entfaltung. — Regressive Extremitätenskeletstücke.

D. Histologische Unterschiede von regressiver und progressiver Skeletentfaltuug. S. 82—88.

Agenesie. — Bedeutung der Vascularisation zum Nachweise und Homologisirung von Skeletanlagen. — Skeletomorphe Bedeutung der Vorknorpelcentra. — Histogenese des Skeletsystems.

E. Retardation der Entfaltung der Kopfmesomeren. S. 88—92.

Acceleration der Sklerotomentfaltung. — Retardation der Myotombildung. — Acceleration von progredienten Strahlen der Selachierflosse. — Allgemeines Gesetz.

F. Theorie der regressiven und progressiven Entwicklung. S. 92—106.

Retardation funktionsloser Skeletstücke. — Ableitung der ontogenetischen Retardation vom phyletischen Ausfalle der Funktion. — Ableitung der ontogenetischen Acceleration von phyletischer Zunahme der Funktion. — Sogenannte blastogene Entfaltung. — Deutung derselben als palaio-atavistische Vererbung. — Deutung der Acceleration und Retardation als neoatavistische Vererbung. — Definition der Kainogenese als palingenetische Retardation und Acceleration der Entfaltung.

G. Mechanische Kainogenese. S. 106—108.

Metrothene Herkunft derselben. — Kainogenetische Distribution ursprünglich einheitlicher Anlagebezirke.

Zusammenfassende Betrachtung. S. 108—110.

Abhängigkeit der Deutungen der Ontogenien von der vergleichenden Forschung.

Morpho- und histogenetische Fragen. S. 110—130.

Ableitung der Skeletgliederung aus einer Entfaltung primitiver Muskelinsertionen. — Ableitung der Knorpel- und Knochenkerne von der Stemmfunktion gegen Muskelzug. — Abhängigkeit der Entwicklung des Querdurchmessers eines Skeletstückes von seiner Druckfunktion. — Kanonische Elemente der Extremität sind druckfunktionirende, die accessorischen druckentlastete Abschnitte. — Embryonale Ausbildung eine Entfaltung ererbter Energien. — Postembryonales Wachsthum ist zum Theil Entfaltung. — Funktionsepigenese. — Relationen von Evolution und Epigenese in der individuellen Phylogenese. — Das Individualleben ist eine Mosaikarbeit aus selbstständigen Keimbezirken.

Die individuelle Variation. S. 130—141.

Ueber den Unwerth der Klassifikationen. — Bedeutung eines jeden Individuums als Ausdruck seiner Vorfahrenphylogenese und als Grundglied späterer Phylogenien. — Ungleichheit aller Lebewesen in derselben Species. — Ungleichheit der beiden Körperhälften bei demselben Individuum. — Häufigkeit der embryonalen Variationen. — Ableitung mancher Variationen von physikalischen Bedingungen. — Atavistische Variationen. — Jede von den Vorfahren entwickelte Stufe der histologischen Differenzirung wird von den Nachkommen schon während der embryonalen Entfaltung erreicht, ist also direkt vererbt. — Die strikte Coincidenz von phylogenetischer Entwicklungstendenz und ontogenetischer Entfaltung bekundet eine bis in das Detail durchgeführte direkte Vererbung acquirirter Eigenschaften. — Die ganze Minutiösität von erblicher Uebertragung gelangt auch darin zum Ausdrucke, dass beide Hälften eines jeden Embryo sich verschieden verhalten. — Die Proportionalität der Verknüpfung von Entwicklung und Entfaltung zeigt, dass die Determinanten für die nächste Generation unter dem ständigen Einflusse der Elternorgane stehen. — Reflexartige Verknüpfung dieser Vorgänge. — Praevalenz der mütterlichen Vererbung. — Die männliche Germinalzelle ist vorwiegend eine Trägerin der allgemeinen Specieseigenthümlichkeiten. — Die weibliche Germinalzelle ist besonders geeignet, die erworbenen Eigenthümlichkeiten zu übertragen. — Ueber die Zunahme der Entfaltungs (Lebens)dauer in der Phylogenese. — Ausblick in die Zukunft.

„Wir werden nicht anstehen, zu erkennen, dass nach diesem grossen Maassstabe alles Beharren nur Schein, das Werden, und zwar in der Form der Entwickelung, aber das Wahre und Bleibende ist, wodurch alles Einzelne vorübergehend erzeugt wird."
Baer.

Ueberblickt man die seit dem „ersten Begründer" [1]) Swammerdam mächtig angewachsene embryologische Litteratur, so ist ganz unverkennbar, dass in den verschiedenen Perioden derselben auch verschiedene Vertebratenklassen zur Untersuchung kamen. Trotzdem der Vater der modernen Embryologie K. E. v. Baer seine Forschungen auf alle Klassen ausdehnte, diente dennoch viele Decennien hindurch die Entfaltung des Hühnchens nahezu als einzige Quelle zu ontogenetischen Untersuchungen; allenfalls wurde noch auf gleiche oder ähnliche Stadien beim Frosche hingewiesen.

Der glänzende Nachweis einer Gastrula beim Amphioxus (Kowalewsky, Hatschek) und die fundamentalen aus der Vergleichung der Selachier resultirenden Ergebnisse Gegenbaur's liessen die niederen im Wasser lebenden Formen als besonders ursprünglich erscheinen und es folgte die nahezu zehnjährige Periode, in welcher die Embryologie der Fische in ihren Grundzügen ausgebaut wurde. Doch auch bei den Fischen stiess man alsbald und zum Beispiel in der Anlage des Centralnervensystems auf nicht unwesentliche Unterschiede. Goette suchte die Entwicklung der Unke als Grundlage für die Morphologie der Wirbelthiere hinzustellen, und es fand die Ontogenese der Urodelen eine verstärkte Bearbeitung. Die an Ergebnissen reichen Arbeiten Strahl's und der für die moderne Auffassung der Phylogenese der höheren Metazoen bahnbrechende, von Kupffer erbrachte Nachweis eines Urmundes bei den Reptilien lenkte die Aufmerksamkeit auf dieselben und leitete die neue Aera der Reptiliendurchforschung ein. In der letzten Zeit hat die Ontogenese der Säugethiere eine verstärkte Untersuchung erfahren.

[1]) K. E. v. Baer. Johann Swammerdam's Leben und Verdienste um die Wissenschaft, 1864, S. 9.

Dieser ständige Wechsel der jeweilig von der Forschung bevorzugten Klassen, insbesondere aber die in der allerletzten Zeit vollzogene Rückkehr zu den niederen Thieren (Cyclostomen, Selachiern, Schildkröten) und das Haschen nach seltenen oft ganz bizaren Formen (Apteryx, Struthio, Monotremen, Krokodile) beweisen unzweideutig, dass die vorhergehenden Resultate bei den bisher untersuchten Species nur wenig befriedigend waren und dass der nach phylogenetischer Erkenntniss ringende Forschungsgeist auf neuen noch unbetretenen Bahnen die vermisste Befriedigung zu erzielen hofft.

Die sehr detaillirten Untersuchungen der letzten Jahre, die sich auch oft auf viele Dutzende von Species beziehen [1]) haben zur Klärung der Vertebratenontogenese beigetragen und es ist gelungen die Grundzüge derselben festzustellen, wenn gleich von allen Seiten zugegeben wird, dass die Organentfaltung in den verschiedenen Klassen oft nach einem ganz differenten Typus verläuft. Gerade diese Verschiedenheiten der einzelnen Ontogenien erschweren die Verwendbarkeit derselben zum Zwecke phylogenetischer Deutung im hohen Maasse. Das in der rapiden Zunahme der Litteratur sich bekundende energisch betriebene Studium der Embryologie hat nur das eine Resultat gezeitigt, dass alle Lebewesen untereinander eines Stammes sind; wie aber in dem speciellen Falle die verwandschaftlichen Beziehungen zu denken sind unterliegt noch bis jetzt oft verschiedenen Auffassungen. Wenn vergleichend anatomische und palaeontologische Anhaltspunkte fehlen, ist es bisweilen auch ganz unmöglich zu entscheiden, welcher, von zwei verschiedenen Enfaltungstypen der Ontogenese, der palingenetische und welcher der kainogenetische ist. Schwierigkeiten dieser Art haben mit der Zeit nicht abgenommen, sondern sind im Gegentheil immer mehr gewachsen, je mehr die erweiterte Kenntniss neuer Species auch eine grössere Zahl verschiedener Entfaltungsarten kennen lehrte. Dieser Zustand ist in der Jetztzeit so unerträglich geworden, dass manche Embryologen ganz darauf zu verzichten scheinen, ihre eigenen Befunde mit den Ergebnissen der übrigen Forschung in Einklang bringen zu können und aus diesem Grunde das Material auch nur rein descriptiv behandeln.

Andere Autoren gehen einen Schritt weiter und bezeichnen die bei der von ihnen untersuchten Art festgestellten Beobachtungen als unbedingt palingenetisch und schreiben denselben ohne weiteres allgemein phyletische Gültigkeit zu. Entgegenstehende Beobachtungen werden heut zu Tage meist gar nicht erwähnt oder als „cenogenetisch“ oder gefälscht zurückgewiesen, oft ohne eine jede andere Begründung beibringen zu können, als dass dieselben mit den eigenen Beobachtungen

[1]) Z. B. Bis zum Jahre 1895 war die Entfaltung des Beckengürtels bereits bei 57 verschiedenen Species untersucht worden. Mehnert 1895, S. 391.

nicht im Einklange stehen. Amphioxus und Selachier werden wohl meist als besonders primitive Typen angeführt, von anderer Seite hingegen wird ebenso energisch gelehrt, dass dieselben degenerirte Formen darstellen, deren ontogenetische Entfaltung in jeder Hinsicht modificirt ist. Die Gebrüder Hertwig haben das regelmässige Gefüge der Coelombläschen beim Amphioxus zur Begründung der bekannten Coelomtheorie verwandt. Ein anderer Forscher pflegt die Coelomdivertikel des Amphioxus als Beispiel einer „caenogenetisch epithelialen" Strukturmodificirung des Mesoderms zu citiren.

Ein so subjektiver Anstrich aller in der Neuzeit vorgenommener Deutungen und Auslegungen embryologischer Befunde bekundet offen, dass es zur Zeit meist noch unmöglich erscheint, Palingenese von Abänderung derselben durch sichere Merkmale von einander zu trennen.

Der erste grosse Fortschritt in der Erkennung der Neuabänderungen der individuellen Entfaltung oder der Kainogenese ist angebahnt worden, durch die bereits von K. E. v. Baer [1]) verfolgte, später wenig ausgebildete und erst in der neueren Zeit wieder durch Roux energisch angefachte Methode der entwicklungsmechanischen Forschung. Es ist gelungen, die strikte Abhängigkeit der individuellen Entfaltung von den äusseren Umgebungsverhältnissen zu erweisen und durch zahlreich variirte Experimente an Objekten ein und derselben Species differente Enfaltungsarten zu erzeugen. Die im Laufe der Phylogenese stattgefundenen Abänderungen der biologischen Umgebungsverhältnisse, unter welchen Embryonal-Organismen sich in den verschiedenen Klassen entfalten müssen, sind in der Jetztzeit als deutlich kainogenetische Abänderungen der einzelnen Ontogenien wieder zu erkennen. Die specielle Entfaltung einzelner Embryonaltheile, insbesondere der sogenannten Keim- oder Embryoorgane [2]) kann in Folge mechanischer Massenkorrelation [3]) eine kainogenetische Umgestaltung des ganzen Entfaltungsbildes bewirken. Schon allein durch die Annahme einer phyletischen Ab- und Zunahme des für den Embryo aufgespeicherten Nahrungsmaterials, sind eine ganze Reihe sehr auffälliger kainogenetischer Besonderheiten einer Erklärung zugängig geworden.

Die Keimblätterbildung bei den Vertebraten wird nach den neueren Untersuchungen von Samassa [4]) von der Dottermasse wesentlich beeinflusst

[1]) K. E. v. Baer kann zu den direkten Anhängern dynamischer Lebensanschauungen gerechnet werden, insofern als er die Entwicklung des Lebens von äusseren (Wärme-)Bedingungen abhängig sein lässt. Er sagt: „dass die Gesammtmasse der organischen Welt als Kurve gedacht werden könne, welche vom Aequator nach den Polen hin sich senkt" (1864, S. 196).

[2]) Haeckel, 1895 S. 38.

[3]) Roux, 1895 Bd. II S. 240.

[4]) Samassa, 1895, 1896 I und II.

und abgeändert. Die flächenhafte Ausbreitung primitiver Sauropsiden-Keime ist eine direkte Folge der kolossalen Dotterzunahme bei beiden Gruppen dieser Klasse. Ebenso ist die solide Anlage der Urwirbel, Seitenplatten und des Kopffortsatzes bei den höheren Vertebraten, die solide Anlage des Gehör- und Augenbläschens und Wolff'schen Ganges bei Knochenfischen, und der abweichende Entfaltungsmodus des Centralnervensystems bei Teleostiern und Cyclostomen eine direkte Folge mechanischer Beeinflussung des Entfaltungsprocesses.

In einer früheren Arbeit[1]) suchte ich zu zeigen, dass die Vergleichung der individuellen Variationen eine weitere Handhabe bietet, Palingenese von sogenannter Kainogenese auseinander zu halten. Durch Zusammenstellung einer sehr grossen Zahl, theils eigener, theils in der Litteratur zerstreuter Angaben, wies ich nach, dass die bisherige Lehre von der Konstanz der „Entwicklung" nicht zutreffend ist, sondern im Gegentheil die Entfaltuug mancher Organe selbst innerhalb ein und derselben Species oft sehr verschieden verlaufen kann. Diese Verschiedenheiten sind durchaus nicht regellos, sondern lassen sich auf ganz gesetzmässige atavistische Beziehungen zurückverfolgen. Einzelne Embryonenindividuen entfalten sich primitiver als ihre Speciesgenossen und liefern vermittelnde Uebergänge zu den ursprünglicheren, bei niederen Klassen allein eingehaltenen Entfaltungstypen. Ich nannte solche Fälle von individueller Variation atavistische Rückschlagformen und zeigte, dass die Vergleichung derselben die Möglichkeit bietet, die verschiedenen Entfaltungstypen der einzelnen Gruppen untereinander zu einer palingenetischen Reihe zu verknüpfen. In der Schlussbetrachtung kam ich zu dem Ergebnisse, dass die Bestimmung der Variationsbreite für die einzelnen Species, Ordnungen und Klassen in der Zukunft ein sicheres Mittel abgeben wird, aus den variablen Befunden der Ontogenien die Palingenese festzustellen und durch Verallgemeinerung derselben die Phylogenese zu erkennen.

Eine dritte Möglichkeit zur Erkennung der Kainogenese steht offen auf dem Wege der Vergleichung jener Entfaltungsunterschiede, welche homologe Organe untereinander bei demselben Embryo zeigen, mit den Unterschieden, welche die nämlichen Organe beim ausgewachsenen Individuum erreichen. Der definitive Zustand beim ausgewachsenen Thiere ist aber seinerseits wiederum wesentlich ein direktes Produkt seiner Phylogenese. Auf diese Weise ist es möglich, charakteristische korrelative Unterschiede nachzuweisen, die bestehen zwischen den unterschiedlichen Ontogenien homodynamer Organe und den verschiedenen phyletischen Ausbildungsarten derselben.

Vorliegende Arbeit ist dazu bestimmt, den Nachweis zu liefern,

[1]) Mehnert, 1895a.

dass die streng gesetzmässige Verknüpfung von Ontogenese und Phylogenese in ihren Folgezuständen Bilder von sogenannter Kainogenese erzeugt, — oder mit anderen Worten, dass die Kainogenese nicht, wie vielfach angenommen wird, eine regellose Erscheinung ist, sondern sich auf ganz gesetzmässige Principien zurück verfolgen [1]) lässt.

Als ein besonders geeignetes Objekt für meine Beweisführung habe ich die Entfaltung des Extremitätenskeletes erachtet, weil es sich um ein Organ handelt, welches aus mehreren Dutzenden selbstständig nebeneinander gelagerter, zum Theil homodynamer Skeletstücken besteht, deren Homologisirung in der Reihe der Vertebraten meist als eine durchaus sichere bezeichnet werden kann. Ausserdem bieten Skeletstücke im vorknorpeligen, knorpeligen und knöchernen Stadium und den verschiedenen histologischen Differenzirungen derselben eine Fülle von verschiedenen, wohl charakterisirten Zwischenstufen, deren Beurtheilung durchaus keine Schwierigkeiten bereitet (S. 87).

Im Ganzen habe ich 384 Extremitäten von Amnioten untersucht und zwar 100 Serien von Reptilien, 126 Vögeln und 158 Säugethieren. Von Anamniern standen mir zu einer Vergleichung etwa drei Dutzend Serien von Triton taeniatus, Siredon, Salamandra maculosa und Rana zur Verfügung. Von allen diesen Serien habe ich über 1000 Schnitte vermittels einer Zeichenkammera fixirt. Um die Uebersicht zu erleichtern und die Elemente in den Zeichnungen besser verfolgen zu können, habe ich ein jedes einzelne Stück noch besonders durch verschiedene Farbentöne markirt. Die an den menschlichen Extremitäten gewonnenen Resultate werde ich an einer anderen Stelle ausführlich besprechen.

Das ganze zur Untersuchung gelangte Serienmaterial vertheilt sich auf folgende Gruppen:

Reptilien.		Säugethiere.	
Lacerten	= 18	Homo	= 58
Emys	= 82	Schaf	= 32
	100	Cavia	= 27
		Katze	= 12
		Maus	= 9
		Schwein	= 8
		Kalb	= 6
		Kaninchen	= 6
			158

[1]) Genau dieselben Resultate, wie in der vorstehenden Arbeit habe ich bereits in meiner Habilitationsschrift an einem kleineren Materiale veröffentlicht (1891 S. 470—473). Strahl hat in den letzten „Ergebnissen“ über dieselben referirt. (1895, Bd. IV, S. 540.) Fünf Jahre nach dem Erscheinen meiner Arbeit haben zwei jüngere Forscher meine Thesen wiederholt und auch zu verwerthen gesucht — ohne jedoch ihre Quelle zu nennen.

Vögel.

Strausse	= 28	Totanus	= 6
Hühnchen	= 32	Podiceps	= 6
Wildenten	= 16	Schwalbe	= 1
Möven	= 12	Aegialithes	= 1
Falken	= 10	Grassmücke	= 1
Birkhuhn	= 7		126
Staare	= 6		

Die Entfaltung des Extremitätenskeletes bei Emys lutaria taurica.

Embryonen von circa 4 mm Scheitel-Schwanzlänge[1]) besitzen jederseits an der Seitenwand des Körpers eine schwache leistenförmige Längserhebung. Dieselbe ist überall von annähernd gleicher Breite und erstreckt sich von der Herzhervorwölbung bis an die Schwanzwurzel, um daselbst allmählich flacher werdend sich zu verlaufen. Es handelt sich in dieser Bildung um die zuerst von K. E. v. Baer[2]) erkannte leistenförmige Anlage der Extremitäten, welche jetzt auch bei den meisten Vertebraten gesehen worden ist. Insbesondere haben Balfour,[3]) Thacher[4]) und später Mivart[5]) das Vorkommen eines solchen flossenartigen Saumes betont als eine gemeinsame Anlage für beide Extremitätenpaare. Das Stadium der Extremitätenleiste ist bei Emys keineswegs ein nur kurz vorübergehendes, sondern es handelt sich um eine Organisation, welche durch mehrere Tage hindurch ohne wesentlich neue Veränderungen bestehen bleibt und in dieser Zeit nur beständig sowohl in der Länge, wie auch in der Höhe zunimmt und sich zu einer relativ breiten Platte umgestaltet. Die Mächtigkeit einer solchen Extremitätenleiste, welche das ganze Bild der seitlichen Körperregion beherrscht, kommt in Figur 1 in deutlichster Weise zum Aus-

[1]) Eine Grössenbestimmung von Reptilienembryonen ist nicht immer leicht und auch nicht immer mit genügender Präcision festzustellen, weil auch bei Emys die individuelle Krümmung einen sehr verschiedenen Grad erreichen kann. Auf gleiche Verschiedenheiten bei Eidechsen hat insbesondere Strahl aufmerksam gemacht (Archiv für Anatomie, 1883, S. 51). Ausserdem bieten Grössenbestimmungen von Reptilienembryonen an und für sich nur eine sehr ungenügende Auskunft über die allgemeine Entfaltung, weil auch bereits unter den Embryonen, ebenso wie bei den ausgewachsenen Thieren, individuelle Grössenschwankungen die Regel sind. Ausführlichere Angaben habe ich in einer früheren Arbeit gemacht. (Morphologisches Jahrbuch Bd. XVI S. 539 Anm. 1.)

[2]) Swirski, 1880, S. 51, 52 Anm. 3.

[3]) Balfour, 1878, S. 101.

[4]) Thacher, 1877, Vol. III.

[5]) Mivart, 1879, Vol. X, S. 10.

druck. Die relativ lange Persistenz der Extremitätenleiste bei Emys scheint mir entschieden nur auf eine Wiedergabe eines phyletischen Verhältnisses zu beruhen.

Noch bei Embryonen von circa 6 mm Körperlänge liegen im Wesentlichen ursprüngliche Verhältnisse vor und erst bei den älteren Embryonen beginnt an der Stelle, an welcher die Gliedmaassen entstehen, die Extremitätenleiste ganz diffus anzuschwellen. Hierdurch erfährt die Extremitätenleiste eine Gliederung in eine mittlere schmälere Partie und zwei stärker hervorgewölbte Endabschnitte. Auch diese Veränderungen gehen nur sehr langsam vor sich und der Embryo muss fast um das Doppelte wachsen, ehe seine Extremitäten eine solche Form erreichen, wie sie in Figur 3 zur Abbildung gebracht ist.

Ich unterlasse es, von den mir in über 100 Objekten gerade für diese Stadien zur Verfügung stehenden Embryonen, Abbildungen zu geben [1]) und beschränke mich darauf, einen Embryo von circa 11 mm Körperlänge vorzuführen (Figur 2), um an demselben die charakteristische Veränderung zu demonstriren, die unterdessen vor sich gegangen ist. Die gesammte Entfaltung hat im Vergleiche zu Figur 1 bedeutende Fortschritte gemacht. Der beim jüngeren Embryo noch gerade und stumpfe Schwanz hat sich beim älteren zu einem dünneren Kegel verschmälert und ist stark einwärts gerollt. Auch die Nackenkrümmung hat zugenommen. Die Kiemenspalten sind schon zum Theil verstrichen. Besonders charakterisirt ist jedoch dieses Stadium durch die blasenförmig sich hervorwölbende Allantois (Figur 2 Al.). Beide Extremitäten bilden kleine in ihrer Längsachse caudal gerichtete Zapfen, welche in ihrem Endabschnitte leicht kolbenförmig angeschwollen sind. Zwischen den beiden Extremitätenknötchen zieht sich der mittlere Rest der Extremitätenleiste als eine ganz leichte faltenartige Erhebung dahin.

Nächst ältere Stadien von vorderer und hinterer Extremität liefern Figur 4 und 5. Beide Extremitäten zeigen eine beginnende leichte Knickung im Knie- und Ellenbogengelenk. Am meisten abgeändert sind die Endabschnitte, welche sich flächenhaft verbreitert haben und jetzt von einem schmalen platten Saume umzogen werden, in welchem sich jedoch zur Zeit noch keinerlei bestimmte Zelldifferenzirungen nachweisen lassen. In solchen Stadien besitzen die Extremitäten von Emys eine typische Schaufelform.

In Figur 6 (Hd) und Figur 7 (Fs) ist der Extremitätensaum zu einem kleinen scheibenförmigen Plättchen ausgewachsen. Bei einer Prüfung so früher Stadien, vermag ich bei durchfallendem Lichte und schwacher Loupenvergrösserung schon ganz deutlich fünf leicht diver-

[1]) Schon in einer früheren Arbeit habe ich einige diesbezügliche Zwischenstufen der Extremitätenanschwellung abbilden lassen (1896, Fig. 8, 9 u. s. w.).

gente Strahlensäulen zu erkennen. Die drei mittleren treten sehr scharf hervor; die beiden seitlichen sind zwar deutlich markirt, lassen sich jedoch minder scharf abgrenzen. Der Rand der Extremitätenschaufel ist in einer bogenförmigen Linie scharf ausgezogen und besitzt noch keine Andeutung von Einsenkungen oder Einschnitten irgend welcher Art.

In diesem Stadium der Entfaltung besitzen vordere und hintere Extremität eine gleiche Grösse und eine gleiche äussere Konfiguration. Sehr bald jedoch ändert sich dieses Verhalten, indem die Schaufel der Hand mehr in die Breite (Figur 9), der Fuss jedoch vorwiegend in die Länge wächst (Fig. 8). Die Hand erscheint hinfort etwas breiter als der Fuss, der eine etwas schmälere Form beibehält. Anfänglich wachsen vordere und hintere Extremität gleich schnell, später entfaltet sich die vordere Extremität rascher, alle histologischen Differenzirungen treten bei ihr um einen Zeitmoment früher ein als bei dem Fusse (S. 34—36).

Bei Embryonen, deren Rückenschildlänge zwischen 6,5—7 mm schwankt, treten aus einem jeden Extremitätenplättchen fünf divergirende leicht prominente Wülste hervor als Anlagen für die einzelnen Finger. Der distale Rand einer jeden Extremität erscheint jetzt leicht wellenförmig eingekerbt. Im Allgemeinen sind die fünf Fingerwülste an der vorderen Extremität von einer gleichen Grösse. Am Fusse jedoch ist der Anlagewulst der fünften Zehe gleich von Anfang an kleiner als bei den übrigen Zehen. In Figur 10 und Figur 11 sind die Randeinkerbungen der Hand schon deutlich ausgeprägt und auch die Fingerwülste prominiren etwas stärker.

Figur 12, 13 und 14 zeigt drei aufeinander folgende Stadien der Handentfaltung. In Figur 12 sind die interdigitalen Einschnitte bereits vertieft, einzelne Finger gliedern sich von einander ab und erscheinen unter einander nur durch eine Schwimmhaut ähnliche Membran verbunden. Noch stärker markirt sind alle diese Verhältnisse in Figur 14. Wenn das Rückenschild über 12 mm lang wird, gewinnt die Haut der Extremitäten das Ansehen, als ob sie von regelmässig gezeichneten, parallelen Binden umzogen würde. Ein solcher Eindruck wird hervorgebracht durch die regelmässige Anordnung der Schuppenreihen. Es treten unregelmässig geformte Pigmentflecken entgegen und die freien Endabschnitte der Finger tragen leicht gekrümmte lange Krallen. Nur die fünfte Zehe besitzt für gewöhnlich keine oder nur eine winzige Kralle; sie tritt auch nur in der Embryonalzeit und bei jungen Thieren stärker hervor, und ist am Fusse alter Schildkröten meist nur als ein kleiner Höcker angedeutet.

Nach Besprechung der äusseren Formveränderungen wende ich mich jetzt zu einer Schilderung der bei der Extremitätenentfaltung ablaufenden histologischen Processe.

Im Stadium von Figur 1 ist die ectodermale Falte der Extre-

mitätenleiste ausgefüllt von gleichmässig locker gefügten indifferenten Embryonalzellen. Hingegen zeigen Schnitte durch ältere Objekte (Figur 2 und 3) in der Achse einer jeden Extremität ein etwas dichteres Zellgefüge, welches ganz allmählig in die mehr lockeren oberflächlichen Lagen übergeht. Bei etwas weiter vorgeschritteneren Objekten gelingt es in günstigen Schnitten nachzuweisen, dass die proximal einheitliche Säule sich mehr distal in zwei Ausläufer spaltet, die sich ohne scharfe Grenze in das indifferente Gewebe verlieren. Einen Schnitt aus einer solchen Serie repräsentirt Figur 20. Ein Vergleich desselben mit dem älteren Stadium zeigt, dass der proximale Abschnitt die Anlage des Humerus, die beiden distalen Zacken, Anlagen des Radius und der Ulna repräsentiren. Zwischen den beiden letzteren liegt das für den primitiven Arm so sehr charakteristische axiale Längsgefäss Hochstetter's (Figur 20 Gef.) [1])

Die ersten Spuren des Verknorpelungsprocesses lassen sich erkennen in der Humerus und Femuranlage. Beide Skeletstücke differenziren sich als durchaus selbständige Knorpelcentra zu einer Zeit, in welcher die übrigen Elemente der Extremität noch aus einer kleinzellig indifferenten Gewebsmasse bestehen. Erst dann, wenn eine jede Extremität äusserlich von einem schmalen Randsaume umfasst erscheint (Figur 4, Figur 5), differenziren sich auch die Vorderarm- und Vorderbeinelemente als gesonderte Knorpel (Figur 21, 22, 23). Radius und Ulna treten gleichzeitig als Knorpel in Erscheinung. Hingegen habe ich in einigen Fällen beobachtet, dass die Fibula sich um einen Zeitmoment später differenzirt als die Tibia.

Sehr bemerkenswerth ist die ursprüngliche Kürze aller Vorderarm- und Vorderbeinelemente. Die absolute Länge der primitiven Ulna und des Radius resp. der Tibia und Fibula übertrifft kaum die primitive Länge der Metacarpen, Metatarsen und der einzelnen Phalangenabschnitte. Selbst der Humerus und das Femur sind auffällig kurz.

Diese Beobachtungen erwecken die Vorstellung, dass auch die sogenannten langen Skeletstücke der Extremität nur specielle Differenzirungen von kürzeren, den kurzen gleichartigen Bildungen sind (S. 59, 60).

In einem Stadium, in welchem die drei proximalen Skeletstücke einer jeden Extremität schon als gesonderte Knorpelsäulen vorliegen, ist von Carpalien oder Tarsalien noch keinerlei Andeutung vorhanden. An der Stelle des späteren Carpus und Tarsus liegt noch eine dichte Platte von indifferenten Zellen, welche ohne scharfe Grenze in die mehr lockere Peripherie übergeht (Figur 22, Figur 23). Ein derartiges Gewebe pflegt von den meisten Autoren als prochondrales oder Vor-

[1]) Hochstetter, 1891, S. 4.

knorpelgewebe benannt zu werden. Diese traditionell gewordene Bezeichnung ist nicht korrekt, denn ein solches kleinzelliges Gewebe bietet sowohl die Matrix für die einzelne Knorpelinsel als auch für das Perichondrium und die Gelenkmembranen (Fig. 61. Struthio Gel. Figur 71, Kalbsembryo Gel. Figur 72, Schafsembryo Gel.)

Das nächst ältere Stadium der Extremitätenentfaltung ist in Figur 6 und 7 abgebildet. An den noch ungefärbten Objekten vermochte ich bei Lupenvergrösserung (S. 87) fünf divergente Finger strahlen nachzuweisen. Die Serienprüfung ergiebt, dass einem jeden dieser Strahlen eine aus kleinen dichtgefügten indifferenten Zellen zusammengesetzte Säule entspricht, welche aus der Carpal- resp. Tarsalplatte lappenförmig hervortreten (Figur 25). Bei allen diesbezüglichen Serien von vorderen und hinteren Extremitäten der Emys finde ich gleich von Anfang an eine typische Fünfstrahlform. Eine zeitliche Aufeinanderfolge in der Genese der einzelnen Fingerstrahlen konnte ich in keinem einzigen Falle finden.

Eine jede vorknorpelige Fingersäule ist von einer charakteristischen Capillarumspinnung umgeben, welche es ermöglicht, bereits in diesen frühen Stadien einen jeden einzelnen Fingerstrahl zu homologisiren. Eine ausführliche Darstellung dieser Vaskularisationsverhältnisse werde ich erst bei Gelegenheit der zusammenfassenden Betrachtung geben (S. 86).

In einem Stadium, in welchem ein jeder Finger- oder Zehenstrahl noch von einer kaum gegliederten vorknorpligen Säule gebildet wird (Figur 6 und 7), ist hingegen der Carpus und Tarsus höher differenzirt und weist bereits distale Knorpelinseln auf. In Figur 25 sind die Tarsalia und die mittelsten Zehenstrahlen nahezu in ganzer Länge getroffen. Der gewebliche Unterschied zwischen den knorpligen Tarsalien und den vorknorpligen Zehen tritt prägnant hervor. Die drei mittleren Tarsalia liegen in einer bogenförmigen Reihe; proximal von ihnen ist das Fibulare (f) getroffen. Das Intermediotibiale ist jedoch vom Schnitte nur gestreift. In einem früheren Schnitte dieser Serie (Fig. 24J.) tritt das Intermediotibiale in seinem vollen Umfange hervor. Es liegt mit einem grossen Abschnitte seiner Peripherie zwischen den distalen Enden von Tibia (T) und Fibula (F) und wird nur zum kleineren Theile von den übrigen Tarsalien umgrenzt. Auch das Tarsale I der distalen Reihe erscheint in den weiteren Schnitten dieser Serie. Eine knorplige Anlage für das Tarsale V vermag ich jedoch noch nicht zu erblicken. Aus diesem Befunde schliesse ich, dass das Tarsale V auch einen Zeitmoment später verknorpelt als die übrigen Tarsalelemente.

Figur 26 weist einen analogen Befund an der vorderen Extremität auf. Der Schnitt ist geführt durch die Längsachse der Extremität

senkrecht zur Extremitätenplatte. Humerus und Radius sind zum grössten Theile getroffen. Der Schnitt geht weiter durch das Radiale, Carpale 2 und die Längsachse des zweiten Fingers. Radiale und Carpale 2 sind scharf abgegrenzte Knorpelstücke. Die Achse des Fingers hingegen lässt noch keinerlei Centrirungen wahrnehmen. Bei der Schildkrötenhand differenzirt sich zuerst der Knorpelkern für das Intermedium, sodann folgen Ulnare und Radiale und an dieselben schliessen sich sofort die Carpalien. Aus meinen Serien gewinne ich den Eindruck, dass im Gegensatze zum Fusse bei der Hand alle fünf Carpalien der distalen Reihe sich gleichzeitig differenziren. Auf das specielle Verhalten der primitiven Carpalien von Emys will ich nicht näher eingehen, da dasselbe bereits von E. Rosenberg in ausführlicher Weise geschildert worden ist. [1])

Das wichtigste Ergebniss, welches aus den soeben in Betracht gezogenen Objekten resultirt (Figur 24 und 26) — und welches mit den Befunden bei den meisten übrigen Vertebraten in direktem Widerspruche steht — lautet, dass bei Emys die kanonischen Carpal- und Tarsalelemente sich schon zu einer Zeit zu Knorpel differenzirt haben, wenn in den freien Finger- und Zehenstrahlen noch keinerlei, weder vorknorplige noch knorplige Skeletstücke, sichtbar sind.

Erst in einem späteren Stadium, in welchem die Strahlen als Wülste über die Oberfläche prominiren und der Rand des Extremitätenplättchens leicht wellig eingekerbt ist (Figur 8, Figur 9), differenziren sich die Metacarpen und Metatarsen als selbstständige Knorpelcentrirungen. Die fünf Metacarpalelemente entstehen ebenso wie die fünf distalen Carpalien nahezu gleichzeitig. Das Metatarsale V differenzirt sich etwas später und besitzt daher auch eine Zeit lang ein jüngeres Knorpelgewebe als seine Genossen.

In der nächsten Periode entfalten sich die ersten Phalangenabschnitte. Auf dieselben folgt später die zweite Phalangenreihe und erst ganz zuletzt treten bei den mittleren Zehen und Fingern die dritten Phalangen auf. Alle Phalangen, sowohl des Fusses wie auch bei der Hand, entfalten sich bei Emys, ebenso wie die Metacarpalien und Metatarsalien, nacheinander in typischen Querreihen.

Die nachfolgende Tabelle giebt die Reihenfolge an, in welcher die Skeletstücke der Extremitäten sich bei Emys zu Knorpel differenziren (Figur C. S. 60).

---

[1]) E. Rosenberg, 1891, S. 1—34.

Vordere Extremität.	Hintere Extremität.
I. Humerus.	Femur.
II. Radius. Ulna.	Tibia. Fibula. (zuerst Tibia).
III. Konstante Carpalelemente. (zuerst das Intermedium).	Konstante Tarsalelemente. (zuletzt Tarsale V).
IV. Metacarpus.	Metatarsus. (zuletzt Metatarsale V).
V. Erste Phalanx.	Erste Phalanx.
VI. Zweite Phalanx.	Zweite Phalanx.
VII. Dritte Phalanx.	Dritte Phalanx.

Ein Vergleich beider Entfaltungsreihen lehrt, dass die Knorpelbildung in beiden Extremitäten genau nach dem gleichen Gesetze verläuft. Zuerst legen sich die proximalen Knorpel an und auf dieselben folgen, in kurzen, aber deutlichen Zeitintervallen von einander geschieden, die nächst distalen Elemente. Die Skeletstücke der freien Extremitäten differenziren sich in typischen Querreihen, nach einander in distalwärts fortschreitender Folge.

Aus meinen Präparaten kann ich nicht den Eindruck gewinnen, als ob bei der Hand von Emys irgend ein Strahl bei der Entfaltung seiner Knorpelcentra besonders bevorzugt wäre. Eine zeitliche Aufeinanderfolge in der Entfaltung der Fingerstrahlen — wie sie bei einigen Amphibien beschrieben worden ist — findet bei Emys nicht statt. Am Fusse allerdings differenziren sich die Fibula, Tarsale V und Metatarsale V etwas später als ihre Reihengenossen, jedoch erfolgt die Verknorpelung derselben noch bevor die nächst distale Reihe sich herauszubilden beginnt. Auch sonst sind kleine individuelle Schwankungen nichts weniger als selten, jedoch sind dieselben meist so gering, dass sie den allgemeinen Typus der Extremitätenentfaltung durchaus nicht zu alteriren vermögen. Ebenso häufig dehnen sich zwischen den verschiedensten Tarsal- und Carpalelementen individuell sehr variable und auch sehr verschieden breite Zonen von zarten Knorpelbrücken aus. Solche Befunde sind ziemlich zahlreich in frühen Stadien, sind aber auch bei älteren Embryonen häufig. Hierdurch wird das Bild eines knorpligen Zusammenhanges aller Skeletknorpel erzeugt, wie es auch von Strasser bei Amphibien beschrieben und abgebildet worden ist.[1]) Derartige Bilder sind ge-

[1]) Strasser berichtet über seine Erfahrungen bei Urodelenembryonen folgendermaassen: „Es besteht kaum eine Zellparthie der skeletogenen Anlage der Extremität, welche sich nicht bei dem einen oder anderen der untersuchten Thiere zu jungem Knorpel entwickelte. Ich habe für Carpus und Tarsus, Finger und Zehen bei allen untersuchten Thieren einen bisher ungeahnten deutlichen knorpligen Zusammenhang der einzelnen Knorpelcentra nachgewiesen.“ Fig. 2, 3. 1879 S. 310.

eignet, die Vorstellung zu erwecken, als ob die in den Skeletverknorpelungscentren massig producirte, möglicher Weise leicht flüssige Intercellularsubstanz, bisweilen auch in die präformirten Intercellularbahnen der indifferenteren Zellen des Perichondriums und des umgebenden Bindegewebes eindringen kann.

Bisher habe ich nur der Entfaltung jener Skeletstücke gedacht, welche bei ausgewachsenen Schildkröten in etwa gleicher Ausbildung und constanter Lagebeziehung zu einander angetroffen werden. Diese kanonischen Elemente zeichnen sich, wie ich früher hervorgehoben habe, durch grosse Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge ihrer knorpeligen Differenzirung aus (S. 14). Jedoch giebt es auch bei Emys eine grössere Zahl von Vorderhand- und Vorderfussstücken, welche bei erwachsenen Thieren bisweilen ganz fehlen oder in dem Falle ihres Vorhandenseins eine sehr verschiedene Grössenentfaltung erreichen. Auch die Lagebeziehung solcher Elemente zu ihren Nachbaren kann beträchtlichen Schwankungen unterliegen.

Ein konstantes, wenn auch in seiner Form äusserst variables Element des Carpus liegt in dem Winkel von Ulna (U), Ulnare (u) und Carpale 4 + 5. Es ist von mehreren Autoren dem Pisiforme homolog gesetzt worden. Möglicher Weise werden aber unter dem Namen Pisiforme verschiedene Bildungen zusammengefasst, deshalb ziehe ich für das betreffende Element der Emys den Namen Ulnare externum oder ulnares Radienrudiment vor. Dieses Ulnare externum ist von der Dorsalseite nur zum geringsten Theile sichtbar. Der grösste Abschnitt seiner Oberfläche nimmt die Volarfläche ein (Fig. 18 u. e.). Es ist unter den kanonischen das in seiner Form aller variabelste Element. Eine Durchsicht meiner Serien lehrt, dass das Ulnare externum sich gleichfalls als ein selbstständiger Knorpel differenzirt, nur tritt diese Differenzirung relativ später ein, als bei den übrigen Knorpelstücken. Man findet daher ganz in der Regel, dass in frühen Stadien (Rückenlänge des Schildes 7—8 mm) dasselbe ein etwas jüngeres an Interzellularsubstanz ärmeres Knorpelgewebe aufweist.

Das unter allen inkonstanteste Element der Schildkrötenhand liegt in dem Winkel zwischen Radius (R), Radiocentrale (r) und Carpale 1 (Figur 18 r.e.). Es entspricht dem Radiale externum der Autoren, oder dem Accessorium Gegenbaur's, oder dem radialen Radienrudimente von Emil Rosenberg. Unter zehn von mir geprüften Carpen fand ich in fünf Fällen, also in der Hälfte der Fälle, das Radiale externum als einen ganz selbstständigen Knochen (Figur 18). Bei zwei Objekten ist das Radiale externum mit dem Radiocentrale verschmolzen und nur eine an der Aussen-, besonders aber an den Gelenkflächen ziemlich deutlich ausgeprägte Furche deutete die Grenze zwischen denselben an. In den übrigen drei Fällen ist das Radiale externum noch hyalinknorplig und zeigte noch keine Spur eines eigenen Ossifica-

tionskernes, obgleich es sich um ganz ausgewachsene und bei einem Objekte sogar um ein sehr altes Individuum handelt.[1])

Die knorplige Anlage der Radiale externum ist zuerst von E. Rosenberg nachgewiesen worden (1891 S. 18). Schon Rosenberg machte die bedeutsame Entdeckung, dass dasselbe sich etwas später differenzirt als die konstanten Stücke. Nach seinem Befunde war noch bei einem Embryo, dessen Rückenschildlänge 8 mm betrug, das rechte Radiale externum nur eine „rundliche Gruppe dicht gefügter Zellen", während das linke erst den „Beginn" der „Verknorplung" zeigte, während die übrigen Stücke aus „deutlichem Knorpel bestanden" (1891 S. 18). Meine Serien bestätigen diese Angaben in jeder Hinsicht. Das auch als radiales Radienrudiment bezeichnete Radiale externum differenzirt sich bei Emys später, oft beträchtlich später als die konstanten Knorpel.

Sehr variabel ist die Komposition des Tarsus. Wie bekannt besteht derselbe bei ausgewachsenen Sumpfschildkröten aus fünf Stücken, und zwar aus vier kleineren, den noch selbstständigen Tarsalien und einem mächtigen Knochen, welcher zwischen den letzteren und den Unterschenkelknochen liegt. Letzterer ist von C. K. Hoffmann mit Recht als ein Kompositum von Tibiale, Intermedium, Fibulare und Centrale bezeichnet worden.[2])

Bei neun Füssen fand ich diese fünf Knochen (Fig. 16, 19). Nur bei einer einzigen Extremität bestand noch ein weiteres Element. Das Fibulare lag als ein ganz vollständiger Knochen vor. (Fig. 17.)

In Ausnahmefällen kann auch noch ein siebenter Knochen persistiren. Nach Wegnahme der Muskel- und Sehnenlagen entdeckte ich an der Plantarfläche eines Fusses ein kleines ovales selbstständiges Knöchelchen. Dasselbe lag zwischem dem Tarsale I und dem grossen Tarsalstücke der proximalen Reihe. (Fig. 16. Centr. tars.) Beziehungen zu den Sehnen bestanden nicht; dieselben zogen, ohne mit dem Knöchelchen irgendwie in Konnex zu treten, über dasselbe hinweg. Hingegen war es durch Bindegewebsbänder eng mit den benachbarten Tarsalelementen verbunden, ganz nach Art eines wahren Tarsale. Es handelt sich hier nicht um eine Abnormität, sondern um ein typisches Skeletstück, welches bisweilen auch bei Embryonen als ein selbstständiger Knorpel vertreten ist.

Untersucht man den Tarsus bei Embryonen, deren Schildlänge 8 bis 10 mm beträgt, so findet man im Allgemeinen ein Bild wie in Fig. 28. Distincte runde Knorpelinseln liegen in einer bogenförmigen Linie und

[1]) Das betreffende Thier (N.V) meiner Sammlung ist das grösste Exemplar einer taurischen Sumpfschildkröte, welches ich überhaupt kenne. Die Länge seines Rückenschildes übertrifft um mehr als einen Centimeter die Durchschnittslänge bei ausgewachsenen Thieren. (Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVI, S. 539, Anm. 1.)

[2]) C. K. Hoffmann, 1879, Schildkröten, Fig. 5 u. 6.

sind wegen ihrer Lagebeziehung zu den Basen der Metatarsalien als Tarsalien unschwer kenntlich. Die proximale Reihe wird gebildet von einem grossen Intermediotibiale ($J+t$) und einem kleineren Fibulare (f). Zwischen der proximalen und der distalen Tarsalreihe lagert eine breite Zone eines noch dichten indifferenten Embryonalgewebes.

Bei einem älteren Tarsus (Länge des Schildes 11,5 mm) ist die Zahl der Knorpel vermehrt. In der Lücke zwischen Tarsale I und Tarsale II einerseits und dem Intermediotibiale andererseits sind zwei neue Knorpelkerne aufgetreten, die nur um ein Geringes kleiner sind als die distalen Tarsalien. Diese beiden Knorpel sind nicht nur durch indifferenteres Gewebe gegen einander und ihre Umgebung abgegrenzt, sondern charakterisiren sich auch durch deutlich centrische Anordnung ihrer Zellelemente als selbstständige Wachsthumscentren. In der Mitte einer jeden Knorpelinsel liegen die grössten Knorpelzellen, welche gegen die Peripherie hin an Grösse und an Intercellularsubstanz allmälig abnehmen.

Die Homologisirung dieser beiden zuletzt aufgetretenen Knorpel bereitet keine Schwierigkeiten. Sie liegen zwischen der proximalen und distalen Tarsalreihe und charakterisiren sich hierdurch als Elemente, welche der sogenannten Centralreihe angehören. Ich bezeichne sie deshalb auch als Centralia tarsi, ohne jedoch die Frage entscheiden zu wollen, ob dieselben den beiden Centralia carpi direkt homolog sind oder nur verschiedene Reste der ursprünglich zahlreichen, bei Crocodilinen [1]) sich noch aus vier Elementen komponirenden Centralreihe [2]) sind. Das weitere Schicksal der Centralia tarsi bei Emys ergiebt der Befund an der linken Extremität. (Länge des Rückenschildes 11,5 mm). Beide Centralia sind sowohl untereinander als auch mit den Intermediotibiale knorplig verbunden. Durch diesen Befund findet die Annahme von C. K. Hoffmann [3]) eine direkte Bestätigung, dass das grosse Tarsale der proximalen Reihe ausser Intermedium, Fibulare und Tibiale noch Centralia und zwar bei Emys taurica zwei Centralia in sich aufgenommen hat. In vorliegender Darstellung kommt es mir nur darauf an, die zeitlichen Unterschiede der Differenzirung zu präzisiren. Aus diesem Grunde sehe ich auch ganz ab von einer Schilderung der allmählichen Komposition dieses Skeletstückes, wie auch überhaupt von einer Schilderung der weiteren Entfaltung von Hand und Fuss, welche von berufenster Seite eine Darstellung erfahren wird.

Die für die Centralia tarsi überaus charakteristische Erscheinung, dass ihre Knorpelanlage später sichtbar wird als wie bei den übrigen Tarsalien, gilt, wenn auch in einem etwas beschränkteren Maasse, für

---

[1]) Kükenthal, 1893, S. 44.

[2]) Thilenius, 1896a, S. 490, Textfigur.

[3]) C. K. Hoffmann 1879, Schildkröten, Taf. XII, Fig. 5 u. 6.

die Centralia carpi. Ich finde in frühen Stadien ganz regelmässig, dass letztere, insbesondere aber der Knorpel, welcher dem Centrale radiale nach der Deutung Rosenberg's entspricht, anfänglich an Intercellularsubstanz ärmer ist und ein weniger differenzirtes Perichondrium besitzt als die übrigen Knorpelprovinzen des Carpus. Diese Befunde vermag ich nur durch die eine Annahme zu erklären, dass die Centralia carpi sich gleichfalls verlangsamt entfalten und insbesondere ihre histologische Differenzirung einen gewissen Grad von Torpidität erkennen lässt. Eine späte Differenzirung des Centrale des Menschen hat Rosenberg beschrieben. Auf die gleiche Erscheinung beim Crocodil hat Kükenthal verwiesen (S. 75.)

In folgender Uebersicht stelle ich alle diejenigen Extremitäten-Skeletstücke zusammen, welche bei Emys eine Verzögerung ihrer knorpligen Differenzirung erfahren.

Obere Extremität.	Untere Extremität.
Radiale externum	Fibula (bisweilen)
Ulnare externum	Centralia tarsi
Centrale ulnare	Fünfter Zehenstrahl.
Centrale distale.	

Vom topographischen Standpunkte aus lassen sich alle vorstehenden Elemente keineswegs in die gleiche Rubrik stellen. Es finden sich Skeletstücke, die zum Theil proximal (Fibula), zum Theil mehr distal liegen (fünfter Zehenstrahl); andererseits entweder Randelemente sind (Radiale externum, Ulnare externum), oder mehr die mittleren Partien der Extremität einnehmen (Centralia).

Vom biologischen Gesichtspunkte hingegen gehören alle diese torpiden Elemente in dieselbe Kategorie, insofern es möglich ist nachzuweisen, dass es sich in einem jeden einzelnen Falle um ein Skeletstück handelt, welches einer regressiven Skeletreihe angehört.

Bei den verschiedenen Formen der Centralia braucht ein weiterer Beweis, dass es sich um rudimentäre Bildungen handelt, gar nicht weiter erbracht zu werden, seitdem diese Fragen für den Menschen und die Säugethiere durch die grundlegenden Arbeiten von E. Rosenberg und Lebouco im bejahenden Sinne entschieden worden sind. Auch bei Emys und den Cetaceen haben die Centralia aufgehört, die Rolle von selbstständigen Elementen zu spielen. Sie verwachsen in ihrer Ontogenese zum Theil untereinander, zum Theil mit ihren Nachbargebilden und machen sich bei erwachsenen Schildkröten nur ganz ausnahmsweise gelegentlich noch durch einen eigenen Ossifikationskern bemerkbar. (Fig. 16 Centr. Tars.)

Von dem Radiale externum speciell der Emys Marsili hat Rosenberg gezeigt, dass es sich nicht um eine neue Acquisition handeln kann. Es ist vielmehr zu deuten als ein sehr alter Theil des ur-

sprünglichen Extremitätenskelets und besitzt als solches die Bedeutung eines radialen Strahlenrudimentes.[1]) Auch Emery hat das Radiale externum als „Rudiment eines geschwundenen Randstrahles" bezeichnet. Kehrer und einige neuere Autoren sind sogar soweit gegangen, dass sie in demselben den Rest eines Fingerstrahles oder Präpollex sehen wollen. —

Ein Gleiches gilt auch von dem Ulnare externum oder dem Pisiforme der Autoren. Es wird ganz allgemein als Rest eines rudimentären Strahles der Ulnarseite gedeutet. Gegenbaur hatte zuerst das Pisiforme als Rest eines Randstrahles erkannt und ihm in seiner bekannten Archipterygiumtheorie den Werth eines fünften Strahlenrudimentes zugeschrieben. Bei der von Lebouco aufgestellten und von Kükenthal acceptirten Gruppirung der Randelemente schien es nicht möglich, das Pisiforme einem der fünf Strahlen beizuordnen. Es liegt vielmehr ausserhalb der fünften Fingerachse, als ein mehr selbstständiges Strahlenrudiment. In gleicher Weise wird dem Pisiforme bei der von Goette vorgenommenen Modificirung des Archipterygiumschemas, die Bezeichnung einer „sechsten Zehe" zu Theil. Wiedersheim giebt in seinem Lehrbuche ein Schema, welchem diese Goette'sche Gruppirung zu Grunde liegt, und führt das Pisiforme als Tarsale 6, als „Spur eines sechsten Strahles" auf. Auch der von neueren Autoren hypothetisch aufgestellte Postminimus der Säugethiere ist wiederholt in dem Pisiforme und seinen Nebenossifikationen gesucht worden. Wenn man dem Urtheile aller citirten Autoren Rechnung trägt, so dürfte an der Bedeutung des Pisiforme als Rest eines regressiven Strahles kaum noch Zweifel bestehen.

Die sich verlangsamt entfaltende fünfte Zehe der Emys bietet sehr charakteristische Unterschiede zu den übrigen Zehen. Das Metatarsale V besitzt nur in seiner ersten Embryonalperiode die längliche, für die wahren Metatarsalien charakteristische Form. Nach Verschmelzung mit dem Tarsale V stellt es sein Längenwachsthum zum Theil ein und bildet sich zu einem platten Knochen um. Die Endphalanx bleibt abortiv, tritt kaum über das Hautniveau hervor und entbehrt einer eigentlichen Kralle. Der Fuss einer ausgewachsenen lebenden Schildkröte erscheint daher fast immer als ausgesprochen tetradaktyl. Nur bisweilen macht sich noch die fünfte Zehe als eine stumpfe Erhebung am Fibularrande bemerkbar. Alle die aufgezählten Besonderheiten, insbesondere aber auch die excessive Kleinheit der fünften Zehe können wohl nicht anders gedeutet werden als durch die Annahme, dass dieselbe den Weg regressiver Bahnen eingeschlagen hat.

Resümire ich die bisher besprochenen Einzelfälle, so finde ich, dass alle Skeletelemente der Schildkrötenextremität,

[1]) Rosenberg E. 1891 S. 22.

welche sich retardirt entfalten, auch mehr oder weniger deutlich in ihrer späteren Ontogenese oder überhaupt in ihrer Phylogenese Reduktionserscheinungen verfolgen lassen.

Zusammenfassung. Die Skeletogenese der Schildkrötenextremität verläuft nach folgender Norm. Alle beim ausgewachsenen Thiere konstanten Skeletstücke gehen aus selbstständigen Wachsthumscentren hervor. Sie bilden eigene Chondrifikations- und Ossifikationscentren und entfalten sich in grösster Regelmässigkeit. Die Verknorplung erfolgt in Querreihen. Der Eindruck von Längsreihen wird erst bei Entfaltung der Phalangenabschnitte hervorgebracht. Jede neue histologische Differenzirung — Bildung des Vorknorpels, Knorpels, Knochens — beginnt zuerst im proximalen Abschnitte der Extremität und schreitet dann in successiven Etappen distalwärts vor.

Alle Elemente, welche beim ausgewachsenen Thiere sich durch Inkonstanz ihres Vorkommens und Variabilität ihres Verhaltens auszeichnen, Elemente, welche rudimentären Randstrahlen angehören, oder durch Verschmelzung mit den benachbarten kanonischen Stücken ihren regressiven Charakter bekunden, zeigen auch bei ihrer Genese eine etwas grössere Variabilität. In der Regel entfalten sie sich erst später als die konstanten kanonischen Stücke. Ihre histologische Differenzirung ist verlangsamt. Sie verharren bisweilen längere Zeit auf dem Stadium eines an Intercellularsubstanz armen Knorpels. Andererseits schreitet auch die Differenzirung ihres Perichondriums nur langsam vor. Es leidet dadurch ihre Abgrenzung, welche durchaus günstige Bedingungen bietet für eine Verschmelzung mit den Nachbarelementen (Centralia). Ebenso inkonstant ist bei ihnen das Auftreten eines eigenen Knochenkernes (Centrale tarsi.). Selbst bei ganz ausgewachsenen Exemplaren kann das Radiale externum noch auf der Stufe des hyalinen Knorpels persistiren (Exemplar Nr. 5.).

Entfaltung der hinteren Extremität von Struthio.

Bevor ich auf das specielle Thema eingehe, werde ich den Fuss eines circa drei Tage alten Nestjungen betrachten. Die bestehenden Differenzen zwischen neugeborenen und erwachsenen Straussen werde ich später an einer anderen Stelle ausführlich zu schildern Gelegenheit haben.

Der terminale Endabschnitt eines Straussfusses ist durch einen Einschnitt in zwei wulstige Zehen getheilt (Fig. 43, Seitenansicht.) Die mediale Zehe ist durch Dicke und Länge und eine prominente, die Spitze des Fusses weit überragende nagelartige Kralle ausgezeichnet. Von der Nagelbasis an verläuft auf der Rückenseite eine einzeilige Reihe grosser Epidermisschuppen, welche allmälig kleiner werdend sich bis in die Tarsusregion zu erstrecken pflegen. Die laterale

Zehe ist bedeutend kleiner und besitzt beim Neugeborenen für gewöhnlich äusserlich keinen Nagel mehr. Lässt man jedoch die Epidermis heruntermaceriren, so findet man auch bei ihr in der Tiefe eine wohlausgebildete, aber relativ kleine Hornkralle. Auch diese laterale Zehe ist mit einer Reihe grosser Epidermisschuppen gekrönt, welche jedoch höchstens nur bis an das Köpfchen der ersten Phalanx verfolgt werden kann.

Fig. 44 zeigt das Fussskelet eines Neugeborenen. Das distale Ende des Metatarsus ist durch zwei tief gehende Einschnitte in drei Knochensäulen getheilt, welche wegen der eigenartigen Konfiguration ihrer Gelenkenden als Metatarsalköpfchen unschwer kenntlich sind. Die mediale Zehe besteht aus vier Phalangen, von denen die Endphalanx zwar schmäler ist als die vorhergehenden, an Länge aber der ersten Phalanx nahe kommt und in eine sehr scharfe Spitze ausläuft. Die laterale Zehe zählt fünf isolirte Phalangen. Nur die beiden proximalen Phalangen sind wohlgeformt und liegen beim Gehen mit ihrer unteren Fläche dem Boden auf. Die drei distalen Phalangen sind nahezu kubische Elemente, welche in Folge der aufwärts gekrümmten Haltung der Zehe vom Boden abgehoben sind und nicht direkt mit ihm in Berührung treten (Fig. 43). Anzeichen von Existenz einer dritten Zehe bietet beim Neugeborenen weder die äussere Betrachtung noch das Skelet (Fig. 44). Das Gleiche gilt auch für einen zwei Wochen jüngeren, circa 28 Tage bebrüteten Embryo. Die Extremität ist etwa nur halb so gross wie beim Ausschlüpfen. Die dorsalen Schuppenreihen sind an beiden Zehen bereits wohl ausgeprägt (Fig. 41 u. 42). Der einzige Unterschied von den bereits frei lebenden Thierchen besteht darin, dass bei allen Embryonen die Zehenspitzen stark nach unten gekrümmt sind, daher auch die Nagelkralle nahezu senkrecht zur Achse der Phalangenreihe steht (Fig. 41). Auch in diesem Stadium existiren nur zwei Zehen und es fehlt an der medialen Seite schon jede Andeutung von einer dritten Zehe. (Fig. 42. Dorsalansicht.)

Trotzdem der afrikanische Strauss im ausgewachsenen Zustande zweizehig ist, gelingt es in der Ontogenese noch eine pentadactyle Ausgangsform nachzuweisen.

In einer Reihe von Bildern (Fig. 30—39) gebe ich Flächenaufnahmen von Straussfüssen bei achtmaliger Loupenvergrösserung. Die fünf ersten der oberen Reihe (Fig. 30—34) beziehen sich auf die Aussenflächenkonfiguration der noch am Rumpfe sitzenden Extremitäten. Die fünf nachfolgenden Bilder (Fig. 35—39) der zweiten Reihe geben die Innenfläche der Extremitäten wieder, welche erst gewonnen werden konnten, nachdem dieselben vermittelst einer Starlancette abgetrennt waren.

Bei einem Straussembryo, welcher seiner allgemeinen Ausbildung

nach einem Hühnerembryo vom vierten Tage entspricht, zeigt der Fuss noch eine kurze und gedrungene Form (Fig. 30). Sein Endabschnitt ist etwas verbreitert und trägt zwei seitliche stumpfe (*a*. *c*) und einen etwas längeren mittleren Höcker (*b*). Auch an der Innenseite ist diese dreihöckerige Form deutlich markirt (Fig. 35 *a*. *b*. *c*). Im nächsten Stadium (Fig. 31, Fig. 38) ist das Bild im Allgemeinen das gleiche geblieben, nur der Extremitätenstiel hat sich verschmälert und etwas an Länge zugenommen. Bei den bisher besprochenen Objekten waren alle drei Höcker ungefähr gleich gross. Von nun an beginnt der mittlere Höcker *b* die beiden seitlichen *a* und *c* an Länge zu überflügeln. (Fig. 32 und Fig. 36.) Die einseitige Wachsthumstendenz des Mittelstrahles bleibt auch bei den beiden ältesten Objekten dieser Reihe (Fig. 33, 38 und Fig. 34, 39) ungeschwächt und führt dazu, dass derselbe ein deutliches und bleibendes Uebergewicht über die anderen gewinnt. Dieser mittlere Höcker *b* bildet die Anlage für die mediale oder Hauptzehe des Strausses.

Die beiden seitlichen Strahlen bleiben im Wachsthume zurück, jedoch in verschiedener Intensität. Der Höcker *a* hält noch am längsten Schritt mit der Hauptzehe (Fig. 33, 38 und Fig. 34, 39). Bei einem Embryo aus der dritten Woche (Fig. 40) besitzt er jedoch nur mehr die halbe Länge der Hauptzehe und bildet sich zur Nebenzehe aus.

Der dritte primitive Zehenhöcker *c* wird schon beim dritten Embryo (Fig. 32, 37) von seinen Nachbarn übertroffen und tritt beim nächst ältesten Objekte nur wenig hervor und ist in Fig. 34, 39 noch mehr verwischt. Spuren dieses dritten Höckers sind noch zu Anfang der dritten Woche kenntlich (Fig. 40 II.), um dann zu Ende der vierten Woche ganz zu verschwinden (Fig. 41, 42).

Die Vergleichung dieser Oberflächenbilder lehrt, dass die beim afrikanischen Strausse auch äusserlich noch kenntliche Anlage einer dritten Zehe im Laufe der Ontogenese wieder schwindet. Bei den Carinaten und den asiatischen, australischen und amerikanischen Ratiten persistirt der dritte Strahl und wird zu einer bleibenden dritten Zehe. Die hintere Extremität des Afrikastrausses ist einer der reducirtesten Füsse unter denen aller jetzt lebenden Vögel.

Die Schnittprüfung von Extremitäten, wie sie in Figur 30 und 35 abgebildet sind, zeigen als einziges Skeletstück einen aus ganz jungem Knorpel bestehenden kurzen Stab, welcher die Anlage der Femurdiaphyse ist. In den distalen Partien der Extremität liegen zwei von einem Gefässe getrennte kleinzellige Gewebssäulen, welche die vorknorplige Anlage von Fibula und Tibia repräsentiren. Von distinkten Wachsthumscentren ist in der Tarsal- und Fingerregion noch keinerlei Spur vorhanden.

Die nächste Entfaltungsstufe finde ich bei Figur 31, 36. Das Femur besteht aus fertigem Knorpel, welcher bei Tibia und Fibula

sich durch Armuth an Intercellularsubstanz auszeichnet. Die distalen Endabschnitte von Tibia und Fibula gehen allmälig über und tauchen in die aus kleinzellig indifferentem Gewebe bestehende Tarsalplatte, welche ohne scharfe Grenze ganz allmälig in die mehr lockeren subepidermoidalen Schichten ausläuft.

In Bezug auf Femur, Tibia und Fibula zeigt die Extremität von Figur 32 und 37 noch die früheren Verhältnisse, nur das Knorpelgewebe der beiden letzten Skeletstücke hat durch Zunahme von Intercellularsubstanz eine weitere Stufe der histologischen Differenzirung erfahren. Das Verknorpelungsgebiet ist weiter distal vorgerückt und man kann jetzt im Gebiete des Tarsus drei Wachsthumscentren unterscheiden.

Ein breiter und schmaler Knorpel liegt in der Flucht der Tibia und ist das Tibiale. Das Fibulare ist ein kleiner und runder Knorpelkern und liegt distalwärts vor der Fibula. Als Element der zweiten Tarsalreihe erkenne ich eine quergelagerte vorknorplig einheitliche Spange, welche ich nicht in einzelne Abschnitte zu zergliedern vermag.

Distal vom Tarsus liegt keine irgendwie centrirte Skeletanlage mehr vor. Das indifferente dichte Gewebe hat sich hierselbst zu fünf divergirenden Strahlen gruppirt (Figur 60). Dieselben vertheilen sich auf die drei äusserlich sichtbaren Höcker *a*, *b*. *c* folgendermaassen. Die beiden tibialen Strahlen 1 und 2 liegen in dem Randwulste *c*. Die zwei fibularen Fortsätze 4 und 5 gehören dem Höckergebiete von *a* an. Der mittelste und längste Höcker birgt in sich als einzige Zehe den dritten Strahl. Die Strahlen des pentadaktylen Fusses sind von ungleicher Länge. Die grösste Länge besitzt die Mittelzehe (3). Ihr nahezu gleich kommt die Anlage für die Nebenzehe (4). Die erste und vierte Zehe sind viel kürzer und die Anlage für die fünfte Zehe ist erst ein ganz kurzer wulstiger Zellenhöcker (1).

Das linke Gegenstück von Figur 32 (37) ist um ein geringes weiter differenzirt, als der rechte Fuss. Ich vermag beim ersteren in der Basis der bleibenden dritten Zehe bereits die centrirte Anlage für den Metacarpus zu unterscheiden.

Die nächste Entfaltungsstufe bietet Figur 61 (Extremität von Figur 33, 38). Die Tibia ist im Schnitte in ihrem grössten Theile getroffen. Das Tibiale, Fibulare und das quere Tarsale commune distale bestehen aus wohl ausgebildetem Knorpel. Im vorigen Stadium (Figur 60) standen alle fünf Zehen noch auf einer gleichen Stufe der geweblichen Entfaltung. Jetzt zeigt nahezu ein jeder Strahl eine verschiedene Stufe der Ausbildung (Figur 61). Der fibulare (5) und der tibiale Randstrahl (1) haben an Länge absolut zugenommen und repräsentiren zwei schlanke Stäbchen.

In histologischer Hinsicht haben sie kaum merkliche Fortschritte

gemacht und bestehen beide noch aus einem dichten indifferenten Gewebe.[1]) Die im basalen Abschnitte des zweiten Strahles gelegene Metacarpalanlage steht auf der Stufe eines durchaus jungen Knorpels. In geweblicher Hinsicht am weitesten differenzirt ist der dritte und vierte Zehenstrahl. Metacarpus 3 und 4 sind wohl abgerundete, scharf durch ein Perichondrium gegen die Umgebung abgegrenzte hyalin knorpelige Stäbe.

Nicht nur in histologischer Entfaltung, sondern auch in Bezug auf Ausbildung und Gliederung, sind die Mittelzehen vor den Randzehen ausgezeichnet. Strahl 1, 2 und 5 sind ungegliederte Gewebszapfen von gleichbleibenden Querdurchschnitten. Der Strahl 3 und 4 sind mehr als doppelt so lang und besitzen ausser dem Metacarpus noch eine knorplig centrirte Anlage für die erste Phalanx. Zwischen Metacarpus und nächster Phalanx besteht eine rosenkranzförmige Anschwellung des Strahldurchmessers (Figur 61, Gel.). Dieselbe ist die noch auf der Stufe des kleinzelligen indifferenten Gewebes stehende solide Anlage für das Metacarpophalangealgelenk.

Schon durch einen direkten Vergleich von Figur 60 mit Figur 61 treten die Differenzen in der Ausbildung der einzelnen Strahlen hervor. Es ist ganz unverkennbar, dass die drei Randstrahlen nur langsam in histologischer Differenzirung, Grössenentaltung und Gliederung fortschreiten, indess die Anlagen für die beiden bleibenden Zehen sich durch ein energisches Längenwachsthum, frühzeitige Knorpelbildung und Phalangengliederung auszeichnen.

Diese verschiedene Entfaltungsintensität von Rand- und Mittelstrahlen bleibt typisch auch für alle älteren Embryonen. Die Randstrahlen 1, 2 und 5 bilden zwar im nächsten Stadium (Figur 62 aus Figur 34, 39) gleichfalls Knorpelsubstanz in ihren Metacarpalabschnitten, bleiben jedoch noch ungegliedert. Die beiden Mittelstrahlen haben unterdessen eine weitere Gliederung und distale Entfaltung erfahren. Eine zweite Phalanx hat sich centrirt. Eine zweite zwischen erster und zweiter Phalanx gelegene Anschwellung repräsentirt die Anlage des ersten Interphalangealgelenkes. Hierbei zeigt der dritte Strahl in der schärferen Ausprägung der Gelenkmembranzone eine etwas höhere Stufe von Ausbildung als die vierte etwas minder rasch fortschreitende Zehe.

Die Wachsthumsdifferenzen zwischen den transitorischen Rand- und den bleibenden Mittelstrahlen verschärfen sich immer mehr. Beim Embryo aus der dritten Woche (Figur 40) zählt der vierte Strahl fünf diskrete Knorpelphalangen; der dritte Strahl hat seine bleibende Zahl

[1]) Die Anlage für die erste Zehe liegt ausserhalb des in Fig. 61 abgebildeten Schnittes.

von vier Phalangen erreicht. Die zweite Zehe hat es zu dieser Zeit erst zur Anlage einer winzig kleinen ersten Phalanx gebracht. Bei demselben Objekt ist der Diaphysenabschnitt des Metatarsus 2, 3 und 4 von einem dünnen corticalen Knochenmantel umhüllt. Alle drei mittleren Metarsalia sind nun durch breite Zwischenräume von einander getrennt (Figur 65) und sind erst mit schmalen Randpartien ihrer Basis mit dem Tarsale distale theilweise verschmolzen. Vom ersten Zehenstrahle finde ich keine deutlichen Spuren mehr vor. Ich muss deshalb annehmen, dass der beim jüngeren Embryo (Figur 32, 37) noch vorknorplige (Figur 61, 1), bei den je um ein Tagesintervall älteren Objekten (Figur 33, 38 und 34, 39) jungknorplige Metatarsus primus sich unterdessen zurückgebildet hat.

Der Metatarsus der fünften Zehe zeigt keine Ossifikation und ist auch nur in seinem distalen Abschnitte erhalten. Das in dem früheren Stadium noch knorplige Gewebe zeigt einen hohen Grad von Destruktion. Die Knorpelintercellularsubstanz hat an Masse abgenommen und die Fähigkeit verloren, sich durch Hämatoxylin intensiver als gewöhnliche Intercellularsubstanz zu färben. Es hat eine Proliferation der Kerne stattgefunden, und das Achsengewebe des Metatarsus quintus ist zur ursprünglichen Stufe eines kleinzelligen, dichten indifferenten Embryonalgewebes zurückgekehrt. Nur die im Allgemeinen noch wenig abgeänderte Perichondriumschicht macht es möglich, den Bezirk des Metatarsus von seiner Umgebung abzugrenzen (Figur 65, 5).

Alle bisher aufgezählten kanonischen Elemente des Straussfusses zeichnen sich durch eine bestimmte Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge von Anlage und Weiterdifferenzirung aus. Jedoch besitzt der Fuss ebenso wie der erst später zu erledigende Flügel eine Anzahl von inkonstanten Elementen. Es sind dieses hyalin-knorplig präformirte Gebilde, die nicht nur bei verschiedenen Embryonen, sondern auch auf beiden Seiten desselben Embryo Unterschiede aufweisen können, bisweilen auch ganz fehlen. Charakteristisch für alle diese Elemente ist ihre späte Differenzirung. Wenngleich auch hierin individuelle Differenzen zum Durchbruche gelangen, so kann dennoch als durchschnittliche Regel gelten, dass accessorische Elemente erst dann Spuren ihrer Existenz verrathen, wenn alle kanonische Knorpel, sowohl histologisch, als auch in formeller Hinsicht wohl ausgearbeitete Stücke sind. Es kann nicht meine Aufgabe sein, schon hier alle beim Strausse vorkommenden inkonstanten Elemente aufzuzählen und ihre morphologische Bedeutung darzulegen. Dieselben besitzen ein speciell phylogenetisches Interesse für die Ratiten und sollen an anderer Stelle ausführlich behandelt werden. Zum Zwecke meiner jetzigen, nur auf Klärung der heterochronischen Entfaltungen gerichteten Darstellung, wähle ich ein besonders auffälliges Beispiel aus.

In der auch in Figur 40 abgebildeten Extremität eines circa drei Wochen alten Embryo lag in dem tibialen Randabschnitte des Intertarsalgelenkes, von der Gelenkhöhle nur durch eine dünne Bindegewebslage getrennt, ein kleiner ovaler Knorpel von circa 0,2 mm Durchmesser (Figur 65, i. t. S.). Dieses überzählige Element besteht aus jungem hyalinen Knorpel und ist von einem deutlichen Perichondrium allerseits gegen die lockere Bindegewebsumgebung abgegrenzt. Beziehungen zu irgend welchen Sehnen bestehen nicht. Bei allen Straussembryonen, die unter drei Wochen alt sind, vermag ich ein analoges Skeletstück nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Wegen seiner eigenthümlichen Einlagerung in die Gelenkmembran, gehört der fragliche, soeben beschriebene Knorpel in die Kategorie der von Alters her als „Sesambeine" bezeichneten Skeletabschnitte und repräsentirt als solcher das seltene Beispiel eines intertarsalen Sesamknorpels. Die sonstige principielle Uebereinstimmung mit den Sesambeinen lässt die Frage gerechtfertigt erscheinen, ob es sich vielleicht auch in demselben um das Produkt recenter mechanischer Druck- oder Sehnentension handelt. Diese Voraussetzung findet durch den thatsächlichen Sachbestand keine Stütze. Es lässt sich nachweisen, dass der intertarsale Sesamknorpel in der von allen Sehnen entblössten Tibialfläche liegt, an einer Stelle, in welcher also von einem direkten Muskelzuge gar nicht die Rede sein kann, weil alle Sehnen ebenso, wie bei allen übrigen Vertebraten zu einer dorsalen und plantaren Gruppe geordnet, fern von demselben dahin ziehen.

Die weitere Frage, welchem Tarsalelemente der übrigen Vertebraten dieser Sesamknorpel speciell homolog sein dürfte, wage ich zur Zeit noch nicht zu entscheiden. Seiner Randstellung nach würde es sich um ein Ueberbleibsel irgend eines tibialen Strahles handeln. Jedoch ist diese Frage nach seiner speciellen Homologie von sekundärem Interesse, die Hauptsache scheint mir in dem Ergebnisse zu liegen, dass es sich um ein hyalin-knorplig präformirtes, den echten Tarsalelementen gleichwerthiges Skeletstück handelt, welches aus der Reihe der letzteren herausdrängt, als eine Knorpeleinsprengung in der Intertarsalgelenkkapsel ein transitorisches Dasein fristet. Seine späte Differenzirung hat es gemein mit den gleichfalls sich retardirt entfaltenden Komponenten der rudimentären Randstrahlen.

Die Ontogenese des Straussenfusses lehrt in frühen Stadien eine vorknorplige Anlage von fünf strahlenartig divergirenden Zehen kennen. Bei Differenzirung der Knorpelcentra gilt auch für Struthio das gleiche Gesetz wie bei Emys. Die Chondrificirungscentren schreiten in successiven, bisweilen kurzen Zeit-

intervallen, in distaler Richtung vor. Zuerst differenzirt sich das Femur, dann folgen Tibia und Fibula und dann erst folgt der Tarsusabschnitt.

An letzteren schliessen sich sehr bald an die geweblichen Centrirungen für die Metatarsen der beiden mittleren und bleibenden Zehen. Die knorplige Differenzirung der Randmetatarsen erfolgt zeitlich später. Das Gleiche gilt auch für die Phalangen. Die Phalangen der dritten und vierten Zehe bilden sich früher zu Knorpelstücken heraus, als bei der zweiten Zehe. Für die Herausbildung der bleibenden Zehen gilt die Erscheinung, dass sie in jeder Hinsicht eine allgemeine Beschleunigung ihrer Entfaltung erfahren, die sich auch speciell äussert in einer frühzeitigeren histologischen Differenzirung und einer frühzeitig auftretenden Phalangengliederung.

Die Anlagen der Randstrahlen, welche rudimentären Zehen angehören, zeigen eine scharf ausgeprägte individuelle Verlangsamung ihrer Entfaltung. Die histologische Differenzirung macht excessiv langsame Fortschritte. Die Phalangengliederung tritt beim zweiten Strahl erst relativ zu sehr später Zeit ein.

Am allerspätesten werden in der Ontogenese die inkonstanten Skeletstücke kenntlich und zwar erst dann, nachdem alle konstanten Elemente bereits höhere Grade der Entfaltung erreicht haben.

Bei Herausbildung der Phalangen hält eine jede Zehe das ursprüngliche Princip der distalwärts fortschreitenden Differenzirung auf das genaueste ein. Zuerst centrirt sich die Knorpelanlage für die erste Phalanx, auf dieselbe folgt die zweite, sodann die dritte und vierte Phalanx. Bei der Nebenzehe (vierter Strahl) gelangt noch eine fünfte Phalanx zur Ausbildung.

Die Entfaltung des Straussenflügels.

Zu einer allgemeinen Orientirung über die Konfiguration und die Zahl der Skeletstücke wähle ich den Flügel eines drei Tage alten Nestjungen.[1]) Figur 57 giebt die Innenfläche des linken Flügels wieder. Die Ulna (*U*) und der Radius (*R*) sind etwa gleich stark entfaltet. Der Carpus wird nur von zwei Knochen gebildet und zwar von einem Ulnare (*u*) und einem Radiale (*r*). Der Metacarpus ist einheitlich und

[1]) Bei meiner Anwesenheit in Matarieh hatte ich Gelegenheit einen weiblichen über zwanzig Jahre in der Gefangenschaft gehaltenen Strauss eigenhändig zu skeletiren. Die speciellen Eigenthümlichkeiten des Flügels dieses Exemplares besitzen nur phylogenetisches Interesse und sollen an anderer Stelle erledigt werden.

setzt sich zusammen aus den in ihrem proximalen Abschnitte untereinander verschmolzenen drei mittleren Metacarpalknochen. Der mittelste Metacarpus trägt drei selbstständige Phalangen; der radiale Finger hingegen besitzt ihrer zwei, der ulnare nur eine einzige. An dem noch unpräparirten Flügel treten auch äusserlich die drei Finger hervor. Figur 58 giebt die analoge Innenseite eines etwa gleich alten Flügels wieder. Derselbe ist nur an einer Aussenseite mit Federn bedeckt, an der Innenseite nackt, mit Ausnahme einer Reihe von Deckfedern, welche an dem vorliegenden Objekte entfernt worden sind, um die Extremitätenformen mehr hervortreten zu lassen. Alle drei Fingerenden heben sich nur als kleine konische Fortsätze ab. Der mittelste Finger bildet das distale Endstück des Flügels (3). Ihm benachbart an der ulnaren Seite tritt der vierte Finger zu Tage (4), während der zweite Finger (2) an der radialen Seite mehr proximal absteht. Der zweite und dritte Finger tragen deutliche, leicht abgestumpfte Krallen, welche auch schon bei jüngeren Embryonen aus der vierten Woche (Figur 56) in gleicher Form vorhanden sind. Auf das Vorkommen solcher Krallenbildungen hat auch bereits Nassonow hingewiesen [1]).

Die nächst zu schildernden Flügel stammen von denselben Embryonen, deren Fussentfaltung ich in dem vorigen Abschnitte erledigt habe.

Der Flügel des jüngsten Embryo dieser Serie hat äusserlich die Gestalt einer flachen Platte, die sich distal leicht verbreitert, um in ein abgestumpftes, schmäleres Endstück auszulaufen (Figur 50 Aussenseite, Figur 45 Innenseite). Die Ansatzstelle der Extremität entspricht der Nackenkrümmung.

Ein weiteres Stadium giebt Figur 46 und 51. Die Extremität ist noch lang gestreckt und zeichnet sich durch relative Breite ihres Ansatzstückes aus. An dem ulnaren Rande ist ein kleines Höckerchen sichtbar, welches sich sowohl an der Aussenseite (Figur 51), wie auch an der Innenseite (Figur 46) gleich deutlich abhebt.

Eine Knickung der Extremität in der Ellenbogenbeuge ist erst bei Figur 47 (und 52) eingetreten. Der proximale Theil derselben hat sich verbreitert und trägt an seinem vorderen (radialen) Rande drei nahezu in der gleichen Ebene gelegene Höcker (a, b, c), welche Fingeranlagen entsprechen. Die gleichen Höcker treten auch bei dem nächst älteren Embryo an der Innenseite hervor (Figur 48, a, b, c); an der Aussenseite jedoch erhebt sich noch ein vierter Höcker an der ulnaren Kante (Figur 53, d). Auch bei dem ältesten Embryo dieser Serie ist ein zweites Höckerchen äusserlich nicht scharf ausgeprägt, dagegen prominirt der vierte Höcker beträchtlich (Figur 54, d).

Embryonen aus der dritten Woche besitzen äusserlich nur noch

[1]) Nassonow, 1895, S. 4.

drei Finger, von denen der mittelste der längste ist (Figur 55). Der radiale kleine Fingerkegel steht fast senkrecht zur Längsachse der Extremität, der ulnare vierte Finger hingegen ist nur wenig kürzer, als der Mittelfinger, und nur durch einen seichten Einschnitt von dem letzteren abgegliedert.

Schreitet man zu einer Serienschnittprüfung der Flügelanlagen, so lange sie noch eine zapfenförmige Gestalt besitzen (Fig. 50 und 45), so findet man, dass dieselben in ihrem Inneren noch ganz gleichmässig von indifferenten Embryonalzellen erfüllt sind. Auf einer solchen Stufe vermag ich noch nicht irgend eine axiale Zellverdichtung zu sehen.

Bei dem nächst älteren Embryo (Fig. 51 und 46) besteht die Humerusanlage aus einem sehr kurzen, von ganz jungen Zellen gebildeten Knorpelstabe. Die Ulna- und Radiusanlagen werden durch zwei Säulen repräsentirt, welche sich noch aus dichten indifferenten Zellmassen zusammensetzen, zwischen denen noch keine Spuren von Knorpelintercellularsubstanz nachweissbar sind. In dem rechten Flügel sind die Anlagen der beiden Vorderarmelemente noch wenig scharf abgrenzbar, in dem linken Gegenstücke hingegen viel deutlicher von der Umgebung differenzirt.

Mit Eintritt der Ellenbogenbeuge (Fig. 47 und 52) und dem Auftreten von Höckerprominenzen an dem radialen Rande der Extremität schreitet auch die histologische Differenzirung weiter distalwärts. Ulna und Radius bestehen aus jungem, an Intercellularsubstanz armen Knorpelgewebe. In der Carpalplatte deuten centrirte Zellengruppen darauf hin, dass das noch indifferente Gewebe sich zu bestimmten Wachsthumscentren zu differenziren beginnt. Eine bestimmte Gruppirung des distal vom Carpus befindlichen kleinzelligen Gewebes liegt noch nicht vor.

Bei dem in Fig. 53 und 48 abgebildeten Flügel besteht der wesentlichste Fortschritt der Entfaltung in einer Differenzirung der Carpus- und Metacarpusregion. In der Carpusregion vermag ich jetzt deutlich nur drei Knorpelcentra zu erkennen. Ein Verknorpelungscentrum liegt distal vor dem Endabschnitte der Ulna und bildet das Ulnare. Das in gleicher Höhe vor dem Radius gelegene embryonale Knorpelfeld bildet das Radiale. Distal von diesen beiden Carpalien erstreckt sich eine quere schmale, jedoch ziemlich breite Knorpelzone, welche eine Unterscheidung einzelner Glieder nicht zu lässt. Dieses dritte Element des Carpus entspricht dem Carpale distale der Carinaten und verschmilzt in der Folge mit den Basen der Metacarpalien.

Ein weiterer Fortschritt ist bei dem vorliegenden Objekte in dem Abschnitte der freien Fingerstrahlen zu verzeichnen. Der mittelste Strahl ist der längste; es ist histologisch am weitesten differenzirt, scharf gegen die Umgebung abgesondert und verläuft in der Achse der Extremität bis in den am meisten prominirenden Fingerhöcker c.

(Fig. 47 und 53.) Die beiden Seitenstrahlen sind gleichfalls deutlich differenzirt, nur etwas kürzer als der mittelste, und verlaufen leicht divergirend neben demselben einher und strahlen in die Höcker b und d aus. Die Randstrahlen (1 und 5) sind hingegen am allerwenigsten ausgeprägt; sie verlaufen beide nahezu senkrecht zur Mittelachse des Flügels. Nur der radiale Strahl war äusserlich durch einen besonderen Höcker kenntlich (Fig. 47), während eine Andeutung eines fünften Strahles selbst bei starker Lupenvergrösserung nicht festgestellt werden konnte.

Die beiden Flügel des ältesten Embryo dieser Serie sind etwas verschieden entfaltet und repräsentiren zwei kurz aufeinander folgende Entfaltungsstufen. Zunächst will ich den rechten Flügel prüfen. Die drei mittleren Strahlen besitzen knorplig vorgebildete Metacarpen und zwar zeigt auch hier ebenso wie bei Carinaten der Mittelfinger ein entschieden älteres, an Intercellularsubstanz reicheres Knorpelgewebe als seine beiden nächsten Nachbargenossen. Die Randstrahlen 1 und 5 sind am meisten konservativ geblieben und bestehen noch in diesem späten Stadium aus Vorknorpelgewebe.

Der linke Flügel erweist sich in einer besonderen Hinsicht als entschieden höher entfaltet als sein rechtes Gegenstück. Der Mittelfinger (3) besitzt eine aus jungem Knorpel geformte erste Phalanx, welche hingegen bei allen übrigen vier Fingern zu dieser Zeit noch vermisst wird.

Der so eben geschilderte Embryo giebt ein beredetes Beispiel dafür ab, dass auch bei der Hand, ebenso wie beim Fusse alle fünf Strahlen nur im Stadium des Vorknorpels auf gleicher Stufe der geweblichen Ausbildung stehen, dass jedoch später unter den einzelnen Fingern grosse Differenzen ihrer Entfaltung hervorleuchten. Die drei mittleren Strahlen, welche Anlagen für die bleibenden Finger abgeben, überflügeln die beiden Randstrahlen, die bereits während der Embryonalzeit regressive Wege einschlagen. Unter den bleibenden Fingern ist es wiederum der mittelste Finger, welcher sowohl in Bezug auf Differenzirung des Knorpelgewebes, als auch in Betreff der Phalangengliederung seinen Nachbargenossen voran ist. Erst nachträglich erhalten der zweite und vierte Fingerstrahl Phalangenanlagen.

In mehrfacher Hinsicht interessante Verhältnisse bietet ein Flügel aus der dritten Woche der Bebrütung (Fig. 55). Ein Schnitt durch die rechte Extremität ist in Fig. 63 zur Abbildung gelangt. Distal von dem Radius (*R*) liegt das längliche ovale Knorpelfeld des Radiale (*r*). Das Ulnare (*u*) ist nur oberflächlich getroffen, erscheint daher in dem Schnitte nur sehr klein, während die Berücksichtigung der ganzen Serie lehrt, dass es an Grösse dem Radiale nur wenig nachsteht. In der zweiten Carpalreihe findet sich nur ein breiter Knorpel, welcher dem Carpale distale der Carinaten homolog zu setzen ist. Dasselbe

ist noch selbstständig und noch nicht wie beim Neugeborenen (Fig. 57) mit den Basen der Metacarpen verwachsen. Ein Vergleich mit einer auf gleicher Stufe der allgemeinen Entfaltung stehenden Carinaten-Extremität zeigt, dass bei Struthio das Carpale distale länger selbstständig bleibt als bei den letzteren und erst in einer relativ späteren Periode der Ontogenese zu den Basen des Metacarpus in innigere Verbindung tritt.

Der längste Knorpel in dem Gesichtsfelde (*M* 3) entspricht dem Metacarpus des Mittelfingers. Der Metacarpus des ulnaren Fingers (*M* 4) ist schräg angebildet und daher nur wenig vom Schnitte getroffen. Hingegen ist der zweite Metacarpus (*M* 2) in seiner ganzen Ausdehnung zu verfolgen. Auf denselben folgt distal die erste Phalanx (*Ph* 1). Die zweite Phalanx sowie der krallenförmige Nagel des zweiten und dritten Fingers treten erst in den mehr dorsal gelegenen Schnitten entgegen.

Von dem Metacarpus des zweiten Fingers geht schräg und distalwärts ein kleiner, durchaus schmächtiger Knorpelstab ab. (Fig 63, 1.) Es handelt sich hier um den Metacarpus des ersten Fingers, welcher jetzt in seinem proximalen Abschnitte mit dem Metacarpus 2 verschmolzen ist. Der Metacarpus primus besitzt ein scharf ausgeprägtes Perichondrium, jedoch ist die Intercellularsubstanz äusserst spärlich und ausserdem von dem Hämotoxylin nur sehr schwach tingirt. Hingegen ist eine deutliche Zunahme der Kerne zu verzeichnen, so dass mehr das Gepräge eines indifferenten Bindegewebes resultirt, wie es in Fig. 65 auch bei dem in der Reduktion befindlichen Metatarsus quintus vorliegt. In der That ist auch der Befund beim Metacarpus primus auf einen gleichen Rückbildungsprocess zu beziehen, denn ich vermochte bisher noch nicht bei neugeborenen Straussen Spuren desselben zu erkennen.

Der Nachweis von fünf scharf ausgeprägten Fingeranlagen, insbesondere jedoch der Nachweis von fünf knorplig präformirten Metacarpalen, gewährt die Möglichkeit, mit Sicherheit die bleibenden Finger des Flügels in der pentadaktylen Vertebratenhand zu homologisiren. Diese Frage ist bisher noch eine strittige und wird von den Autoren auch noch jetzt verschieden beantwortet. Owen und Humphry leiteten die dreifingerige Vogelhand von einer Fünfstrahlform durch Reduktion der beiden Randfinger her. Die meisten Autoren der Jetztzeit nehmen einen Schwund von zwei ulnaren Strahlen an und deuten die Vogelhand als I., II. und III. Finger. Nach Angabe von Elisa Norsa [1]) soll Tschan behauptet haben, dass der III. und V. Finger verschwunden seien und nur I., II. und IV. noch übrig geblieben sind.

Die Ontogenese des Straussenflügels lehrt, dass aus dem pentadak-

[1]) Elisa Norsa, 1894, S. 4.

tylen Zustande die dreifingerige Hand zu Stande kommt durch eine Rückbildung des ersten und fünften Strahles. Die bleibenden Finger werden also durch den II., III. und IV. Strahl repräsentirt und der Hauptfinger des Flügels ist nicht, wie bisher von den meisten Autoren gelehrt wird, der zweite, sondern der dritte Strahl. Ich komme für die Ratiten zu dem gleichen Resultate, welches Elisa Norsa bei zahlreichen Familien von Carinaten verzeichnet hat.

Ebenso wie der Fuss besitzt auch der Flügel einige Elemente, welche sich erheblich später anlegen wie die kanonischen Knorpel. Im Carpus des circa drei Wochen alten Embryo finde ich in der Lücke zwischen Ulna (*U*) und Radius (*R*) einerseits und dem Ulnare (*u*) und Radiale (*r*) andererseits ein kleinzelliges indifferentes Gewebe. Im Centrum des letzteren tritt in drei aufeinander folgenden Schnitten eine kleine Knorpelinsel entgegen, welche aus jungem hyalinen Knorpel besteht und durch eine deutliche Perichondriumlage von seinen Nachbarelementen getrennt ist. Die typische Lagerung dieses Knorpelchens, einerseits zwischen den beiden Vorderarmelementen, andererseits zwischen den beiden Knorpeln der proximalen Carpalreihe sichert seine Homologisirung als Intermedium.

Das Intermedium des Straussflügels legt sich entschieden später an als die übrigen Carpuselemente; wenigstens bin ich nicht in der Lage, ein demselben gleich gelagertes Skeletstück bei fünfzehn jüngeren Straussenflügeln wahrzunehmen. Selbst bei Annahme, dass die Anlage des Intermedium gleichzeitig mit den kanonischen Carpalien stattgefunden hat, muss zugegeben werden, dass dieselbe eine Zeit lang latent geblieben ist und sich erst in später Zeit zu Knorpel differenzirt hat.

Vom theoretischen Gesichtspunkte aus scheint mir die späte Differenzirung des Intermediums ein hohes Interesse zu gewähren, denn sie liefert ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, dass ein so typisches, ganz allgemein unter den Vertebraten verbreitetes Element, wie das Intermedium, eine Retardation seiner Entfaltung erfahren kann, welche dasselbe auf gleiche Stufe setzt, zu den gleichfalls durch späte Differenzirung ausgezeichneten rudimentärer Elementen des Straussenfusses. (S. 27 Fig. 67 i. t. S.) Ob das Intermedium des Flügels auch in die Kategorie der inkonstanten Skeletstücke gehört, vermag ich nicht zu entscheiden, da ich über fünfzig mir noch zu Gebote stehende Flügel älterer Embryonen bisher noch nicht in Serien zerlegt habe. Bei Nestjungen aus der ersten Woche vermag ich durch Präparation ein Intermedium nicht mehr darzustellen. Es muss daher zunächst noch hingestellt bleiben, ob das Intermedium etwa zu Grunde gegangen oder vielleicht mit seinen Nachbarelementen verschmolzen ist. Letztere Annahme besitzt für mich eine grössere Wahrscheinlichkeit, weil das Intermedium dem Radiale durchaus nahe liegt und es

daher auch wohl möglich ist, dass dasselbe bei einer ferneren Grössenzunahme mit demselben zur Verschmelzung gelangt.

Die Entfaltung des Straussenflügels unterliegt den gleichen Gesetzen wie die hintere Extremität. Der Flügel besitzt schon im Vorknorpelstadium eine pentadaktyle Form. Als erster Knorpel differencirt sich der Humerus. Auf denselben folgen die beiden langen Vorderarmknorpel, die sich zuerst in ihrem Diaphysentheile anlegen. In dritter Instanz erscheinen die Carpalelemente und an dieselben schliesst sich unmittelbar die knorplige Differenzirung der drei bleibenden Metacarpalien. Der Mittelfinger schreitet am raschesten in seiner histologischen Differenzirung voran und erzeugt auch unter allen übrigen Fingern zuerst Phalangen. Letztere erscheinen nacheinander in distalwärts fortschreitender Aufeinanderfolge. Der zweite und vierte Finger erhalten später Phalangen als der Mittelfinger. Am weitesten zurück in der histologischen Differenzirung sind jeweilig der 1. und 5. Randfinger. Dieselben bilden zwar auch knorplige Metacarpalien, unterliegen aber noch während der Embryonalzeit einer weitgehenden regressiven Metamorphose; das Knorpelgewebe reducirt sich, an ihre Stelle treten indifferente Gewebszellen, die Contouren werden undeutlich und verwaschen und schliesslich schwindet jede Andeutung davon, dass an diesen Stellen zuvor Skeletstücke lagen.

Ueber Unterschiede der Entfaltungsenergie von vorderer und hinterer Extremität.

Es ist bekannt, dass bei den Vertebraten die Anlage für beide Extremitätenpaare gegeben ist in der Extremitätenleiste und dass dieselben hervorgehen aus stärker sich entfaltenden Abschnitten dieses gemeinsamen Extremitätensaumes (S. 9). Insofern muss auch die Anlage beider Extremitäten als eine gleichzeitige aufgefasst werden. Dieses bezieht sich jedoch nur auf die Anlage, denn es ist andererseits Regel, dass die vorderen Extremitäten sich rascher entfalten, sich rascher gliedern und histologisch differenziren als die hintere Extremität. Deshalb ist auch in der ersten Zeit die hintere Extremität stets die minder entfaltete. Schon Rusconi hat bei *Tritonen* auf diese Differenz aufmerksam gemacht.[1]) Von K. E. v. Baer liegen für das *Hühnchen* gleiche Angaben vor, er sagt: „Bisher ist die Entwickelung beider Extremitäten einander gleich, mit dem Unterschiede jedoch, dass die hintere immer in der Entwickelung etwas zurück-

[1]) Rusconi 1821.

bleibt". [1]) Alle Untersucher nach Baer, welche überhaupt Studien an Extremitäten vorgenommen haben, versäumen nie auf die ungleiche Entfaltungsstufe beider Gliedmassen hinzuweisen. An dieser Stelle will ich mich jedoch nur auf Angaben aus der neueren Zeit beziehen.

Bereits bei den Selachiern eilt die vordere Extremität der hinteren voran. Wiedersheim [2]) konstatirt bei *Pristiurus*, *Scyllium* und *Torpedo*, dass die vordere Extremität der hinteren in der Anlage stets voraus ist. Bestätigende Angaben macht Mollier für *Torpedo ocellata* und *Pristiurus melanostomus* indem er sagt: „Entsprechend des proximo-distalen Wachsthumes tritt die Anlage der Brustflosse weit früher in Erscheinung als die Beckenflosse und ist in der Entwickelung stets voraus." [3])

Bei 6 bis 7 mm langen Embryonen von *Stören* beschreibt Wiedersheim bereits eine Brustflosse, [4]) während hingegen erst bei 8 bis 9 mm langen Objekten „fällt das erste Auftreten der hinteren Extremität." [5])

Goette macht aufmerksam, dass bei den *Tritonen* die Hinterbeine sich „etwas später als die Vorderbeine" anlegen. [6]) Auch Strasser beschreibt bei 8 mm langen *Tritonembryonen* vordere Extremitäten, während die hinteren erst bei 19 mm langen Thieren erscheinen. [7])

Ebenso wie bei Fischen und Amphibien liegt auch bei den Reptilien die ausgesprochene Tendenz vor zu einer rascheren Entfaltung der vorderen Extremität. Nach Wiedersheim „ist auch bei *Chelone* die Entwickelung der hinteren Extremitäten gegen die vordere um ein gutes Stück zurück; sie sind nicht so voluminös wie letztere, und obgleich in beiden noch kein Knorpel entwickelt ist, so ist doch das indifferente Mesoblastgewebe in der vorderen Extremität schon zu viel kompakteren, auch auf die Gürtelzone sich erstreckende Massen zusammengetreten, als die hinteren." [8]) Die gleiche Erscheinung beschreibt Wiedersheim auch bei Embryonen von *Crocodilus biporcatus* aus Ceylon: „Bei 17 mm langen Exemplaren ist, wie ich dieses auch von Chelone berichten konnte, die vordere Extremität im Verknorpelungsstadium angelangt, während die hintere noch wesentlich von indifferentem Mesoblastgewebe aufgebaut wird." [9]

Ein jeder, welcher mit *Lacertaembryonen* zu thun hatte, weiss, dass auch äusserlich die vorderen Extremitäten den hinteren voraus-

[1]) Baer, K. E. v., 1837, S. 101.
[2]) Wiedersheim, R., 1892, S. 148.
[3]) Mollier, S., 1893, S. 11, 12.
[4]) Wiedersheim, R, 1892, S. 163.
[5]) Wiedersheim, R., 1892, S. 164.
[6]) Goette, 1879, S. 13.
[7]) Strasser, 1879, S. 276.
[8]) Wiedersheim, 1892, S. 124.
[9]) Wiedersheim, R., 1892, S. 134.

eilen. Hochstetter giebt dieses ausdrücklich zu.[1]) Ich verweise auch auf die grossen Abbildungen von vier aufeinander folgenden Entfaltungsstufen der Lacerta muralis, welche Mollier neuerdings gegeben hat.[2]) Bei all den hunderten von Embryonen der taurischen *Sumpfschildkröte*, die ich besitze, haben die vorderen Extremitäten eine höhere Stufe der Ausbildung erreicht. Es handelt sich jedoch nicht nur um eine äussere Erscheinung. Alle Serienprüfungen, die ich unternommen habe, haben mich gelehrt, dass in der That in der Regel auch die histologische Differenzirung in der vorderen Extremität und ihrem Gürtel weiter fortgeschritten ist, als die hinteren Gliedmaassen derselben Embryonen.

Auch die Warmblüter machen in dieser Beziehung keine Ausnahme. Bonnet giebt für das *Schaf* folgende Angaben: „Die Brustgliedmaassenanlage erscheint zuerst und überflügelt bezüglich ihrer Grösse und Gliederung stets die Beckengliedmaasse.“ [3]) In gleicher Weise ist bei vielen von Keibel abgebildeten *Schweineembryonen*, die hintere Extremität etwa nur ein halb so gross wie die vordere.[4])

Meine eigenen Erfahrungen erstrecken sich gleichfalls auf Embryonen von *Schweinen, Rindern, Schafen, Meerschweinchen, Kaninchen, Katzen und weissen Mäusen* (S. 8 u. 9). Nach Möglichkeit habe ich von jedem Embryo alle vier Extremitäten geschnitten. Dieses reichhaltige Material bestätigt in Bezug auf die Stufe der Entfaltung ganz die bei den Kaltblütern geltende Regel, wenn es sich allerdings auch bisweilen um geringe, stets aber deutliche Unterschiede handelt. Insbesondere aber ist der *Mensch* durch eine rasche Entfaltung seiner vorderen Extremitäten ausgezeichnet.

Dieser beträchtlichen Zusammenstellung aus der Neuzeit könnte ich gleichfalls eine längere Reihe älterer Angaben beifügen, welche dasselbe besagen. Diese grosse Anzahl gleichlautender Ergebnisse könnte die Meinung erwecken, als handle es sich hierin überhaupt um ein für alle Vertebraten gültiges Entfaltungsgesetz. In diesem Sinne haben sich auch die meisten Autoren ausgesprochen und gemeint, dass deshalb die vordere Extremität bei der Entfaltung bevorzugt werde, weil überhaupt die meisten Entfaltungsvorgänge sich zuerst im cranialen Körperabschnitte abspielen und sich erst allmälig weiter distalwärts erstrecken. Jedoch ist eine solche Deutung ganz unzutreffend, denn in zwei Vertebratenklassen besitzen wir direkte Ausnahmen gegen diese Regel, indem bei denselben gerade die gegentheilige Entfaltungstendenz obwaltet. Es ist längst bekannt, dass bei den Anuren die Entfaltung

---

[1]) Hochstetter, 1891, S. 24.

[2]) Mollier, 1895, Taf. XXXVII.

[3]) Bonnet, 1891, S. 82.

[4]) Keibel, 1895. Dieses Journal Bd. V, Taf. V, Fig. 60b, 61b, 64b, 65 u. s. w.

der hinteren Gliedmaassen derjenigen der vorderen vorausgeht. Ein analoges Seitenstück zu den Anuren bildet die Extremitätendifferenzirung bei den Ratiten.

Von meinen eigenen Ergebnissen will ich zunächst noch absehen und erwähnen, dass auch bereits in der Litteratur Abbildungen publicirt sind, welche das Voraneilen der Fussgliedmaassen bei straussartigen Vögeln zur Darstellung bringen.

Wohl unter allen bisher untersuchten Ratiten zeigt Apteryx die grösste Differenz bei der Entfaltung der beiden Gliedmaassengruppen, welche sich auch schon auf sehr früher Stufe zu erkennen giebt. Der von J. Parker abgebildete Apteryx-Embryo [1]) entspricht in seiner Gesammtentfaltung einem Hühnchen vom vierten Tage.[2]) Beide Extremitätenanlagen sind durch zwei kleine, gleich hohe, jedoch sehr verschieden breite Hügel repräsentirt. Schon hierin ist eine auffällige Prävalenz der hinteren Extremität gegeben, da ihre Basis über $7^1/_2$ Segmente sich ausdehnt, die vordere sich jedoch nur auf 3 Segmente bezieht.

Beim nächst älteren Embryo B,[3]) welcher einem Hühnchen vom fünften Tage entspricht,[4]) ist die vordere Extremität noch genau so gestaltet, wie beim vorigen Embryo. Die hintere Extremitätenanlage ist hingegen unterdessen mindestens dreimal höher geworden. Im Vergleiche zu den hinteren Gliedmaassen zeigen die vorderen eine sehr starke Retardation der Entfaltung.

Diese Differenz nimmt später noch mehr zu. Bei dem noch älteren vierten Embryo *D*, welcher einem Hühnchen vom sechsten Tage entspricht,[5]) ist das Verhältniss der Gliedmaassenpaare wie 1 : 4 geworden. Dieses, schon durch die Vergleichung der äusseren Formen sich ergebende Zurückbleiben des Flügels, wird durch die Serienprüfung bestätigt. Die beiden bleibenden Zehen des Apteryxfusses besitzen in dem Stadium *D* zwei Phalangen, stehen also bereits auf der Stufe der Entfaltung, welche die bleibenden Finger des Flügels, bei dem circa zwei Tage älteren Embryo *E*[6]) noch nicht ganz erreicht hat. Dieser Finger besitzt zwar auch schon eine knorpelige erste Phalanx, seine zweite Phalanx hingegen steht noch in dem Vorknorpelstadium.[7])

Bei den von mir untersuchten Embryonen des Afrikastrausses

---

[1]) Parker Jeffery, 1892, Stadium A, Taf. III, Fig. 1.
[2]) loco cit. S. 28.
[3]) loc. cit. Embryo B, Plate III, Fig. 2.
[4]) loc. cit. S. 29.
[5]) loc. cit. S. 29.
[6]) loc. cit. S. 31.
[7]) loc. cit. Plate XVII, Fig. 254, 255, 256.

(deren Eltern zum Theil aus dem Sudan, zum Theil von der Somaliküste her importirt wurden) wächst in gleicher Weise wie bei Apteryx zuerst die Fussgliedmaasse aus, sie gliedert sich früher und erreicht auch früher scharf ausgeprägte charakteristische Formen, wie der Flügel.

Zunächst will ich bei fünf verschieden alten Embryonen (von circa 1tägigen Zeitintervallen) die äusseren Formverhältnisse vergleichend beschreiben und erst zuletzt auf die histologischen Unterschiede eingehen.

Der in Figur 30/35 abgebildete Fuss ist ziemlich lang, in seinem Endabschnitte etwas verbreitert und bereits in drei Höcker profilirt. Die Flügel desselben Embryo (Fig. 45/50) sind kürzer, haben noch keine Endhöcker und besitzen erst die Form einer relativ breiten Platte.

Die gleichen Unterschiede sind im Allgemeinen noch beim zweiten Embryo bestehen geblieben (Fig. 31/36), wenngleich zugegeben werden muss, dass der Flügel (Fig. 46/51) durch Verschmälerung seines Stieles und Endabschnittes eine mehr specialisirte Form erreicht hat. Die für frühe Formen charakteristischen Höckerbildungen am distalen Flügelabschnitte treten erst beim dritten Flügel auf (Fig. 47/52) und erhalten sich bei den nächst älteren Embryonen (Fig. 48/53 und Fig. 49/54). Aehnliche Bildungen waren jedoch beim Fusse, wie oben konstatirt wurde, schon in viel früherer Zeit bei allen Embryonen dieser Serie durch deutliche Prominenz kenntlich (Fig. 30/35 und Fig. 31/36). Auch in Bezug auf Massigkeit der Form überwiegt gleich von Anfang an die Fussextremität. Dieselbe ist stets plumper, indess der Flügel in einem jeden Stadium eine exquisit gracile Form besitzt.

Es handelt sich aber in diesen Befunden nicht etwa, wie man meinen könnte, nur um ein Kleinerbleiben des Flügels. Die mikroskopische Untersuchung zeigt vielmehr, dass in der That auch die allgemeine Entfaltung und speciell die histologische Differenzirung in der vorderen Extremität in einem etwas langsameren Tempo fortschreitet. Um dieses Verhältniss besser kenntlich zu machen, habe ich folgende Uebersicht zusammengestellt.

Eine jede einzelne Längsreihe bezieht sich stets auf denselben Straussenembryo. Die in der obersten Reihe verzeichneten Zahlen beziehen sich auf die Ordnungsnummern der einzelnen Objekte in meiner Sammlung, die Zahlen deuten die Serien an. Durch die Bezeichnung Knorpel gebe ich für eine jede Gliedmaasse die Zone an, bis zu welcher der Verknorpelungsprocess in dem jeweiligen Stadium bereits distal vorgedrungen ist. Die Querstriche bedeuten gleichfalls Knorpel. Die unausgefüllten Rubriken zeigen an, dass in den betreffenden Gliedmaassenabschnitten centrirte Skeletstücke entweder noch gar nicht diffe-

renzirt sind, oder noch aus indifferentem diffusem Vorknorpelgewebe bestehen.

Vergleich von oberer und unterer Extremität bei Straussembryonen.

Straussembryo		59. EA.	60. EB.	61. EC.	62. ED.	63. EE.	EF.
Entspricht einem Hühnchen vom		4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag	8. Tag	16. Tag
Fuss abgebildet auf Fig.		30. 35.	31. 36.	32. 37. 59. 60.	33. 38. 61.	34. 39. 62.	40. 64. 65. 67.
1	Oberarm	Knorpel	—	—	—	—	—
2	Unterarm		Knorpel	—	—	—	—
3	Tarsus			Knorpel*	—	—	—
4	Metatarsus				Knorpel*	—	—
5	Phalanx I					Knorpel*	—
6	Uebr. Phalangen						Knorpel*
Flügel auf Fig.		45. 50.	46. 51.	47. 52.	48. 53.	49. 54.	55. 63. 66.
1	Oberschenkel		Knorpel	—	—	—	—
2	Unterschenkel			Knorpel	—	—	—
3	Carpus				Knorpel*	—	—
4	Metacarpus					Knorpel*	—
5	Phalanx I						Knorpel
6	Uebr. Phalangen						Knorpel

* Bezieht sich nur auf die bleibenden Skeletstücke.

Bei Zusammenstellung vorstehender Tabelle konnte es nur meine Absicht sein, ganz im Allgemeinen den histologischen Entfaltungsgrad der Skeletzonen in Bezug auf das Vorhandensein von Knorpelintercellularsubstanz vergleichend zu markiren. Um die Tabelle nicht unnöthig zu kompliciren und ihr ihre Uebersichtlichkeit zu rauben, musste ich von vornherein ganz darauf verzichten, die feineren Nuancirungen der Differenzirung von bleibenden und regressiven Fingerstrahlen an dieser Stelle zum Ausdruck zu bringen. Ich habe jedoch schon früher im Texte auf diese principiell wichtigen Unterschiede hingewiesen (S. 25, 34) und werde auch noch weiterhin auf diesen ausführlich zurückzukommen Gelegenheit haben (S. 72, 74). Auch alle Unterschiede zwischen rechter und linker Gliedmaasse durften nicht berücksichtigt werden (S. 31).

Vorstehende Tabelle spricht ohne ein jeden weiteren Kommentar eine sehr deutliche Sprache. Es ergiebt sich auf das unzweideutigste, dass die Verknorplung bei beiden Extremitäten zwar ebenso regelmässig distalwärts fortschreitet, wie bei Emys (tabellarische Uebersicht

auf S. 15), dass hingegen bei einem jeden einzelnen Embryo der Flügel mindestens um eine Stufe zurücksteht, oder mit anderen Worten, dass der Flügel in seiner Entfaltung ganz regelmässig retardirt ist. Eine theoretische Erklärung für dieses eigenthümliche, nahezu von sämmtlichen Vertebraten abweichende Verhalten, werde ich erst bei Besprechung der allgemeinen Fragen geben können (S. 76).

Ueber die Entfaltung der Säugethier- und Carinatenextremitäten.

Bei Untersuchung dieser Klassen konnte ich nicht hoffen, neue Ergebnisse über die Komposition des Extremitätenskeletes zu Tage zu fördern, weil diese betreffenden Kapitel bereits seit längerer Zeit eine gründliche Bearbeitung gefunden haben. Der Ausgangspunkt waren die bahnbrechenden Untersuchungen Gegenbaur's zur vergleichenden Anatomie von Carpus und Tarsus (1864). Nach derselben erschienen zum Theil in rascher Aufeinanderfolge eine grössere Anzahl von Arbeiten über die Ontogenese der Extremitäten. E. Rosenberg (1876), Henke und Reyher (1876) und später Lebouco (1884) und Thilenius (1896) stellten die Entfaltung menschlicher Hände fest. Alexander Rosenberg (1893) und seine Schüler wandten sich der Erforschung der Säugethierextremitäten zu. G. Baur (1883), Morse (1880) und Alice Johnson (1883) schilderten die Entfaltung des Hühnchenfusses. Elisa Norsa (1894) stellte bei einem reichhaltigen Materiale von Sumpf- und Hühnervögeln die Entfaltung der Flügel fest. Eine sehr grosse Zahl von neueren Autoren, insbesondere Emery, suchten die Ontogenesen der Randstrahlen zu klären. Die in allerneuester Zeit erschienene Arbeit von G. Thilenius (1896) involvirt ganz neue Gesichtspunkte in Bezug auf die Phylogenese des menschlichen Carpus, durch den Nachweis der knorpligen Differenzirung sämmtlicher als accessorisch bekannten Elemente.

Trotz dieser grossen Anzahl von Voruntersuchungen habe ich mich nicht gescheut, 126 Extremitäten von Vögeln und 158 Extremitäten von Säugethieren selbst zu prüfen, weil die Litteratur nur sehr wenig präcise und meist nur beiläufige Angaben darüber enthält, in welcher Reihenfolge die einzelnen Skelettheile in der Ontogenese sich differenziren. Gerade diese Frage besass für mich ein ganz specielles Interesse, weil ich bei der Schildkröte und beim Strausse auf einige Verhältnisse gestossen war, welche mit den bei Urodelen gemachten Befunden ganz unvereinbar scheinen. Insbesondere musste untersucht werden, ob die beim Strausse nachweisbare Coincidenz von verlangsamter Entfaltung und Rudimentärwerden auch für die regressiven Organe der übrigen Warmblüter Geltung hätte.

Die sogenannte vorknorplige Anlage der Extremitäten ist bei den höheren Vertebraten bisher nur wenig untersucht worden. Die meisten

Autoren haben sich damit begnügt, erst die älteren Stadien nach Eintritt der knorpligen Centrirung zu prüfen. Jedoch sind auch die Vorstufen des Knorpels nicht ohne phylogenetischen Werth, weil es auch schon bei ihnen — oft überraschend — leicht gelingt das Maximum der überhaupt bei der betreffenden Art vorkommenden Strahlen und Elemente zu erkennen, von denen sich dann erst die in ihrer Zahl variablen, minder zahlreichen, bleibenden Strahlen- und Extremitätenkomponenten herleiten. Der wesentlichste Vortheil, der aus der Kenntniss der vorknorpligen Anlage resultirt, besteht darin, dass es nur auf Grund derselben möglich ist, zu beurtheilen, ob in späteren Stadien ein verschiedener Grad der histologischen Differenzirung verschieden alte Elemente andeutet, oder es sich nur um verschieden rasch entfaltete gleichwerthige Skeletstücke handelt. Andere Kriterien hierfür giebt es nicht.[1])

Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich allerdings bisweilen erhebliche individuelle Unterschiede gesehen,[2]) selbst geringe Differenzen zwischen der rechten und linken Extremität kamen vor. Ich kann jedoch auf diesen Theil meiner Resultate, wegen ihres grossen Umfanges, nicht weiter eingehen. Ich muss mich jetzt nur darauf beschränken, fest zu stellen, wie viel Strahlen überhaupt bei den einzelnen Species noch zur Anlage kommen und zweitens, in welcher Reihenfolge dieselben, wie auch ihre Komponenten, sich zu entfalten pflegen. Zum Zwecke der Darstellung hat es sich auch als nothwendig herausgestellt, die nicht oder nur wenig reducirten Extremitäten den stark regressiven Gliedmassen entgegen zu stellen und dieselben nach einander gesondert zu besprechen.

---

[1]) Gerade hierin haben die meisten Autoren gefehlt, wenn s e annehmen, dass in späteren Stadien noch vorknorpelige Skeletstücke sich auch später angelegt haben, als bereits vorliegende Knorpel oder Knochenstücke. Ich selbst habe kurze Zeit in einem gleichen Irrthume geschwebt. Die erste Straussenextremität, die ich in einer Serie geprüft habe, betraf den Fuss eines Embryo, der in dieser Arbeit nicht besonders erwähnt wird, und circa einen Tag älter ist als die in Fig. 34, 39 und 62 abgebildete Extremität. Die vier fibularen Metacarpalien bestanden aus hyalinem Knorpel, nur der Metacarpus der ersten Zehe war ein kurzer, scharf abgegrenzter Zellenstab, welcher aus dichtem indifferenten Vorknorpelgewebe sich zusammensetzte. Damals zweifelte ich auch gar nicht, dass der Metacarpus I sich auch später angelegt habe als die übrigen. Erst als ich später die jüngeren Embryonen kennen lernte, und fand, dass auch bei ihnen der gleiche Metacarpus aus demselben indifferenten Gewebe bestand wie drei Tage später, musste ich mich zu einer anderen Deutung entschliessen. Ich wurde zu der Erkenntniss gedrängt, dass die histologische Differenzirung des ersten Strahles unterdessen nur unvergleichlich geringere Fortschritte gemacht hatte als bei allen anderen.

[2]) Eine Erklärung der ontogenetischen Verschiedenheiten gebe ich auf S. 138.

Pentadaktyle Extremitäten.

Der erste Knorpel, der sich in der freien Extremität der Säugethiere differenzirt, ist ebenso, wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln der Femur und der Humerus. Zu dieser Zeit stehen Tibia und Fibula resp. Radius und Ulna noch auf gleicher Stufe der geweblichen Ausbildung und werden repräsentirt durch zwei kleinzellige indifferente Gewebssäulen, die entweder parallel oder mehr oder weniger divergirend distal auseinander gehen. In diesem und späteren Stadien finde ich, dass die letzteren stets auf einer jüngeren Stufe der Differenzirung stehen; jedoch bietet kein einziges meiner Präparate gewebliche Unterschiede zwischen Tibia zu Fibula einerseits, resp. Radius zu Ulna andererseits. Selbst wenn derartige Unterschiede bei Amnioten vorkämen, so würden dieselben keinen Rückschluss auf die Phylogenese erlauben, weil — so weit meine Präparate sprechen — die vorknorplige Anlage der Vorderarm- und Vorderbeinskeletstücke gleichzeitig erfolgt.

Besonders bemerkenswerth ist die primitive Kürze der später als lang bekannten Extremitätenkomponenten (S. 59). Bei der Katze sind Radius und Ulna entschieden kürzer, als die Abschnitte der Finger (Fig. 69, 70). In Figur 71 sind die Ulna und der Radius eines etwas älteren Kalbsembryo in ihrer ganzen Länge getroffen. Dieselben sind höchstens nur doppelt so lang wie ein einzelner Metacarpus. Auf gleiche Beobachtungen bei Emys habe ich schon früher hingewiesen (S. 12). Die relative Kürze des primitiven Beines bei Carinaten zeigt Fig. 75. Noch auffälliger ist dieselbe beim Flügel Fig. 76.[1])

Zu einer Zeit, wenn die Vorderarm- und Vorderbeinelemente sich knorplig heraus differenzirt haben, gewinnt das distale freie Ende der Extremität die bekannte Paddelform. (Fig. 6. 7.) Die peripheren Abschnitte von Tibia und Fibula tauchen jetzt in ein breites Lager von kleinzelligen Gewebsmassen, welche eine Art vorknorpeliger Carpal- oder Tarsalplatte darstellen (Fig. 68, 69. Crp. plt). Von denselben gehen distalwärts fünf Zellenwülste aus, welche gleichfalls nur aus indifferentem Gewebe bestehen, sich aber deutlich und scharf gegen die Umgebung durch ihr dichteres Gefüge abheben.[2]) Es liegen in dem-

[1]) Die phylogenetische Erklärung für diese Erscheinung folgt auf S. 60.

[2]) Die vorknorpeligen Anlagen der Finger treten überraschend deutlich entgegen bei Schnitten, die nicht unter 30 μ dick sind. In der ersten Zeit hatte ich eine dünnere Schnittdicke gewählt ($\frac{1}{100}$) und bisweilen unscharfe Bilder erzielt. Erst später lernte ich den grossen Vorzug dickerer Schnitte kennen. Vorbedingung ist allerdings ein tadelloses lebendes Material, sonst collabiren die zur Homologisirung wichtigen Gefässe (S. 12, 43, 86). Ebenso wichtig ist die Fixirung und Haematoxylintinction. Hierbei hat sich die Kleinenberg'sche Haematoxylinlösung, die auch von Strasser bei seinen Knorpelstudien angewandt wurde, insbesondere in der von Paul Mayer angegebenen sehr haltbaren Modifikation, als allein zweckentsprechend

selben repräsentirt Anlagen für die fünf Finger vor. Dieselben bewirken durch ihren Wachsthumsdruck äusserlich ein Hervortreten von kleinen Höckerchen, wodurch der Rand des terminalen Plättchens wellenförmig gebogen und durch Einschnitte markirt erscheint. (Fig. 68, 71, 74, 76.)

Die vorknorpligen Fingeranlagen besitzen bei Säugethieren einen ebenso exquisiten Grad von Divergenz wie bei den Sauropsiden (S. 31). Der dritte Strahl, welcher sich später zum Mittelfinger umwandelt, verläuft nahezu ausnahmslos in der Längsachse der Extremität. Seine Nachbarn, der zweite und vierte Strahl, weisen einen leichten Grad von Divergenz auf. Die Randstrahlen (1 und 5) divergiren am meisten und stehen bisweilen sogar senkrecht zur Mittelachse. Ein Beispiel hierfür liefert der Daumen der Katze (Fig. 69, 70) und die Anlage für den ersten Strahl beim Hausrinde (Fig. 71, 1).

Auch die Länge der vorknorpligen Fingerstrahlen ist nicht bei allen Formen eine gleiche. Als durchgehende Regel kann gelten, dass Gliedmaassenstrahlen von unreducirten Extremitäten im Allgemeinen schon auf der Vorstufe des Knorpels nur geringe für die bleibende Form typische Längenunterschiede besitzen. Ein Beispiel bietet der Fuss einer weissen Maus (Fig. 68). Hingegen bestehen bei den anderen Species wohl charakterisirte Grössenunterschiede. Vergleicht man bei etwa auf gleicher Stufe der Entfaltung stehenden Embryonen von Kaninchen (Fig. 74), Meerschweinchen und der Katze (Fig. 69, 70) die Daumenlänge mit den übrigen Fingern, so tritt sehr eklatant hervor, dass der Daumen beträchtlich kürzer ist als die letzteren. Auch bei den erwachsenen Thieren bleibt der Daumen am kürzesten. Hieraus folgt das auffällige Ergebniss, dass schon im Vorknorpelstadium, wenn die Anlagen für die einzelnen Finger noch aus ungegliederten Zellensäulen bestehen, bereits die relativen Grössenverhältnisse vorliegen, welche für die bleibenden Finger und Zehen charakteristisch sind.

Sehr beachtenswerth und wichtig für die Homologisirung ist bei allen Vorknorpelstadien das Studium der Gefässvertheilungen. Ueber letztere haben die grundlegenden Arbeiten von Hochstetter Aufklärung gebracht (1891). Eine jede primitive Extremität wird von einer mächtigen venösen Gefässschlinge umsäumt, deren konvexer Bogen dicht unter der Epidermis längs dem Rande der Extremitätenpaddel verläuft. Ihre beiden Abflüsse folgen dem Laufe von Radius und Ulna (resp. Tibia und Fibula) und ergiessen sich in die Seitenrumpfvene. Die beiden Gefässe zeichnen sich oft durch einen be-

---

erwiesen. Die scharfe Abgrenzbarkeit der Fingerstrahlenanlagen tritt um so deutlicher hervor, je schwächere Vergrösserungen benutzt werden. Loupenvergrösserung leistet die besten Dienste.

trächtlichen Querschnitt aus und werden von Hochstetter als ulnare und radiale (resp. tibiale und fibulare) Randvene unterschieden. Von der gemeinsamen Armaterie aus entspringen Aeste für einen jeden Interdigitalraum, welche sich alsbald zu einem Büschel kleiner Gefässe auflösen. Aus der letzteren entsteht ein von Hochstetter mit Recht als „reizend" bezeichnetes Capillarnetzwerk, welches fingerhutartig den gefässlosen vorknorpligen Fingerstrahl umspült, um sich dann in die Randvene zu ergiessen. Dieses Capillarnetz kann bisweilen so dicht sein, dass in den dorsalen und palmaren Schnitten einer solchen Serie, in denen die Fingerachsen noch nicht getroffen sind, der Eindruck eines trabeculären, ganz von Capillaren durchströmten Gewebes hervorgebracht wird.

Eine jede pentadaktyle Extremität besitzt vier Interdigitalarterien, welche in das lockere Gewebe der Fingerinterstitien eingebettet sind. Zwischen je zwei Interdigitalarterien von ihren Capillarverästelungen umgeben liegt je eine vorknorplige Fingeranlage. Nur der erste und fünfte Fingerstrahl besitzen zwar an ihrer Innenseite derartige Arterien, grenzen aber mit ihrer Aussenseite nahezu direkt an die Randvene. Gerade diese charakteristische Anordnung der Gefässversorgung der an sich ganz unvascularisirten Extremitätenstücke ermöglicht schon in sehr frühen Stadien, wenn das nur wenig verdichtete Blastem der Finger noch ganz diffus in die Umgebung ausläuft, dasselbe als Strahlenanlage zu erkennen. Insbesondere bei den mehr reducirten Formen, bei welchen einzelne Fingeranlagen erst relativ spät zu einer scharfen Absonderung schreiten oder auch stets auf dem Stadium des Vorknorpels stehen bleiben, gewährt oft allein die Berücksichtigung der Gefässvertheilung die Möglichkeit einer präcisen Homologisirung (S. 86).

Zum Zwecke der Schilderung der weiteren Entfaltung der vorknorpeligen Carpalplatte und der vorknorpligen Fingeranlagen vergleiche ich zunächst die vordere Extremität von zwei Katzenembryonen, welche zwar aus demselben Tragsacke stammen, sich aber in Bezug auf Differenzirung etwas verschieden verhalten. Fig. 69 betrifft den etwas jüngeren Embryo, welcher im Allgemeinen noch auf der gleichen Stufe steht, wie der neben ihm abgebildete Schnitt durch den Fuss einer weissen Maus (Fig. 68). Die Fig. 70 bezieht sich auf einen ganz analogen Schnitt durch die vordere Extremität des älteren Stadium. Bei einer Vergleichung ist zunächst zu beachten, dass die beiden Seiten vertauscht sind und dass im ersten Falle der erste Finger nach links, im zweiten nach rechts gerichtet ist. Der bereits hyalin knorplige Humerus und die beiden Vorderarmstücke sind bei beiden durch ihre Lagebeziehung charakterisirt. Ein Unterschied tritt erst in den mehr distal gelegenen Partien auf. Beim jüngeren Embryo (Fig. 69) kommen ausser den drei genannten langen proximalen Knorpeln überhaupt an-

dere specifische Wachsthumscentren nicht vor. Indessen findet man beim älteren Genossen (Fig. 70) in dem basalen Abschnitte des ersten bis dritten Fingers je ein deutlich ausgeprägtes jungknorpliges inselartiges Feld. Der vierte und fünfte Finger sind in diesem Schnitte nur peripher durch ihre Perichondriumlage getroffen. Die weiteren Schnitte dieser Serie zeigen, dass auch in ihnen zwei gleiche Knorpelstücke differenzirt sind, wie in den übrigen Fingern. Diese basalen Knorpel repräsentiren die knorplige Anlage für die fünf Metacarpen. In der Region des Carpus vermag ich nicht irgend eine besondere gewerbliche Centrirung, geschweige denn Knorpelintercellularsubstanz nachzuweisen. Ich komme aber zu dem auffälligen Ergebnisse, dass bei der Katze die Knorpeldifferenzirung der Metacarpen sich unmittelbar an den Vorderarm anschliesst und erfolgt, noch ehe eine Centrirung der Carpalelemente deutlich wird.

Vergleichen wir die Befunde bei der Katze mit den bei der Schildkröte verzeichneten Erfahrung, so besteht in einer Hinsicht eine Uebereinstimmung, denn bei beiden erfolgt die knorplige Differenzirung aller Metacarpalia ungefähr gleichzeitig. In anderer Hinsicht besteht aber ein ganz fundamentaler Unterschied. Bei der Schildkröte und dem Strausse verschob sich das Verknorplungsgebiet ganz allmälig, successive distalwärts fortschreitend, und zwar folgt in unserem speciellen Falle auf die knorplige Anlage von Ulna und Radius zunächst die Differenzirung des Carpus (resp. Tarsus) und auf die letztere erst die der Metacarpalien (Metatarsalien). Bei der Katze verhält es sich anders. Die Differenzirung des Metacarpus geht der Carpusbildung voraus. Der Metacarpus und Metatarsus überflügeln den Carpus und Tarsus. Es handelt sich hierin um ein typisches Beispiel von Acceleration der histologischen Differenzirung.

Ich musste mir die Frage vorlegen, ob eine derartige Verschiebung der Entfaltung etwa nur eine Eigenthümlichkeit der Raubthierextremitäten sei. Es gelang mir jedoch, bei Mäusen, Schafen, Kaninchen, Hühnern und zahlreichen wilden Vögeln genau gleiche Beobachtungen zu machen. Ich fand bei ihnen einen wohlausgeprägten knorpligen Metatarsus oder Metacarpus, ohne dass im Carpus oder Tarsus die geringste Spur von irgend welchen Centrirungen vorlag. Ich komme daher zur Ueberzeugung, dass es sich um eine für die höheren Formen allgemeingültige Abweichung handelt.

Erst in einer ontogenetisch späteren Periode, wenn bereits Andeutungen von Metatarso- und Metacarpophalangealgelenk-Auftreibungen vorhanden sind, beginnen die ersten Spuren von Tarsal- und Carpalstücken sich hervorzubilden. Ein solches etwas vorgerückteres Stadium zeigt die in Fig. 74 abgebildete Hand eines Kaninchens. Von den fünf

Strahlen sind nur der zweite bis fünfte in ihrer Mitte durchschnitten, der Daumen nur äusserlich gestreift. In der Carpusregion treten als erste Andeutungen von Carpalstücken etwas undeutlich begrenzte Gewebsinseln entgegen, welche ein centrirtes Gefüge besitzen, jedoch noch ganz aus kleinen indifferenten Zellen bestehen.

Ein etwas älteres Stadium der hinteren Extremität vom Schafe zeigt Fig. 72. Der unterste runde Knorpel ist der Durchschnitt durch das distale Ende der Tibia (Tib.). Die beiden weiter distal gelegenen länglich ovalen Felder aus jüngerem Knorpelgewebe sind Metatarsen. Vor demselben breiten sich zwei etwas diffuse rosenkranzartige Anschwellungen aus als Anlagen der Metatarsophalangealgelenke. Zwischen den Metatarsen und der Tibia liegen drei kleine rundliche Nester, welche nur Spuren von Knorpelintercellularsubstanz zeigen. Es sind dieses Differenzirungsstufen für Tarsalia. Sehr übersichtlich tritt gerade in diesem Schnitt in den verschiedenen Verknorplungsstufen auch das ungleiche ontogenetische Alter der verschiedenen Querzonen entgegen. Der ältesten Generation gehört die Tibia an, der nächst jüngeren der Metatarsus III und IV. Der jüngste Abschnitt ist der Tarsus.

Die nächste Fig. 71 zeigt wiederum einen geringen Fortschritt der Entfaltung bei einem Kalbsembryo. Ulna, Radius und die beiden mittleren Metacarpen bestehen aus einem ganz gleich entfalteten Knorpel, indessen die drei Carpalknorpel noch eine entschieden jüngere Stufe der histologischen Ausbildung zeigen.

Die Konfrontirung sämmtlicher soeben besprochenen vier Stufen (Fig. 70, 71, 72, 74) ergiebt, dass bei den Säugethieren übereinstimmend Carpus und Tarsus sich etwas später centrirt, später knorplig differenzirt als der Metatarsus und Metacarpus und auch erst ganz allmälig die Stufe eines hyalinen Knorpels erreicht.

Auch bei den carinaten Vögeln waltet eine gleiche Acceleration der Entfaltung von Metacarpus und Metatarsus vor. Bereits Gegenbaur hat in seiner grundlegenden Arbeit über Carpus und Tarsus in Fig. 1 auf Tafel VI „die rechte hintere Extremität eines Hühnchens vom fünften Bruttage abgebildet.“ Der betreffende Text lautet auf S. 126 in folgender Weise: „Der Knorpel des Ober- und Unterschenkels sind angelegt; vom Metatarsus erst zwei Stücke erkennbar; noch keine Phalangen: Tarsus noch nicht deutlich unterscheidbar.

Auch unter meinen Serien durch Füsse des Haushuhnes finde ich eine solche vom fünften Tage (Fig. 75). Die beiden Vorderarmknorpel und die drei mittleren Metatarsen sind deutlich knorplig; hingegen fehlt dem Tarsus noch eine jede Spur von geweblichen Centrirungen.

Die Kenntniss der Ontogenese des Flügels ist neuerdings durch die gründlichen extensiven Untersuchungen von Elisa Norsa (1894) ge-

fördert worden. Die Autorin beschreibt das vierte Stadium der Flügelentfaltung in folgenden Worten (S. 4): „Dans le 4me stade les pièces du carpe sont distinctes dans les conditions decrétés plus haut. La diaphyse des os longs et des metacarpiens offre déjà une structure cartilagineuse.“ Zieht man hierbei in Erwägung, dass in dem dritten Stadium nur eine einzige Pièce angegeben wird („Pisiforme“?), „les autres pièces du carpe sont encore indistinctes“, so folgt daraus, dass auch bei den wildlebenden und hühnerartigen Vögeln der Carpus in geweblicher Hinsicht am meisten zurück ist.

In Fig. 76 habe ich zur Demonstration eines anderen Verhältnisses (S. 72) einen Schnitt durch den Flügel eines gleichfalls fünf Tage alten Hühnchens abgebildet. Auch in dieser Zeichnung sehe ich in der Region zwischen dem dritten Metacarpus und den beiden Komponenten des Vorderarmes keinerlei unterscheidbare Stücke.

Es ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, dass auch unter den Ratiten selbst Unterschiede in der Differenzirung vorkommen, und dass nicht alle dem bei Struthio festgestellten Gange folgen. Apteryx nähert sich in der Entfaltung seines Flügels den Carinaten. Parker bildet drei Durchschnitte durch den Flügel von Embryo E ab,[1]) welcher ungefähr einem Hühnchen vom zehnten Tage entspricht. Radius und Ulna sind hyalinknorplig (well chondrified), desgleichen der Metacarpus. Die erste Phalanx ist in den Figuren als Knorpel angedeutet. Die drei Carpalelemente sind zwar ganz scharf abgegrenzt, jedoch wie im Texte auf S. 49 ausdrücklich erwähnt wird, noch vorknorplig (prochondral tissue).

Ein sehr grosse Zahl geeigneter Stadien aus nahezu sämmtlichen von mir überhaupt untersuchten Klassen der Carinaten und Säugethiere hat mich gelehrt, dass bei allen Fingerstrahlen, ganz ohne Ausnahme, die Verknorplungscentren für die Phalangen nacheinander auftreten, regelmässig distalwärts fortschreitend. Auf die erste Phalanx folgt die zweite, auf diese die dritte. Sodann erscheint am Fusse der Vögel auch noch eine vierte. Auch zahlreiche in der Litteratur zerstreute Angaben bestätigen diese Regel in allen Stücken.

Ich recapitulire kurz das in diesem Abschnitte Ermittelte. Die sonst ganz regelmässig wie bei Emys distalwärts vordringende Verknorplung erfährt bei Säugethieren und Carinaten zunächst eine grosse Abweichung, die sich gründet auf eine prononcirt accelerirte gewebliche Differenzirung von Metacarpus und Metatarsus.

[1] Parker Jeffery, 1892, Tafel XVII.

Reducirte Extremitäten.

Bereits in dem vorigen Abschnitte hatte ich Gelegenheit genommen, auf einige Uebereinstimmungen hinzuweisen, die bestehen zwischen der Entfaltung pentadaktyler und reducirter Formen. Ein weiteres specielles Interesse bieten jedoch die ontogenetischen Unterschiede bei regressiven und progressiven Strahlen.

Was die Frage nach der vorknorpligen Anlage anbetrifft, so ist zunächst zu erwähnen, dass selbst eine so reducirte Form, wie der Flügel der Carinaten, auf dieser Stufe noch fünf gesonderte Finger besitzt.

Elisa Norsa (1894) hat bei sehr vielen hühnerartigen und Wasservögeln gleiche Angaben gemacht. Meine nicht minder zahlreichen Serien haben mich zu dem gleichen Resultate geführt, dass auch die Flugvögel sich hierin nicht anders verhalten als Struthio.

Die drei mittleren bleibenden Finger zeichnen sich gleich von Anfang an sowohl durch ihre bedeutendere Grösse und durch ihre schärfere Abgrenzung von den Randstrahlen aus. Die letzteren sind in ihren Contouren etwas verschwommen, jedoch treten sie bei schwacher oder Lupenvergrösserung oder mit blossem Auge betrachtet ebenso deutlich hervor als ihre zwischen liegenden Genossen. Die typische Lage der Randstrahlen zwischen den beiden äusseren Digitalarterien und der ulnaren und radialen Randvene charakterisiren sie deutlich als Anlage für den ersten und fünften Finger (S. 86).

Die Anlagen für die Randstrahlen liegen meist nicht in gleicher Ebene mit den anderen Strahlen, sondern sind meist etwas palmarwärts verschoben, so dass es nur ausnahmsweise gelingt in einem sehr dicken Schnitte alle fünf Finger zu vereinigen (z. B. Fig. 60). Gerade dieser Umstand sowie ihre relative Kleinheit und ihre eigenthümliche fast senkrecht (S. 31, 43) zur Längsachse der Extremität gestellte trotzdem nur wenig prominente Lagerung sind die Ursachen gewesen, weswegen dieselben von den älteren Autoren so lange übersehen werden konnten.

Das Gleiche gilt auch für den Fuss der Carinaten. Morse hat beim Hühnchen nur vier Finger gesehen [1]). Die neueren Untersuchungen von G. Baur [2]) und Alice Johnson [3]), welche auf vollkommeneren Methoden beruhten, vermochten eine fünfzehige Form des Carinatenfusses zu erweisen. Nach Durchsicht meiner Serien muss ich mich ganz unbedingt den beiden letzteren Autoren anschliessen.

Die reducirten Formen der Wiederkäuerextremitäten besitzen auch noch eine pentadaktyle Ausgangsform. Von der vorderen Extremität eines 15 Millimeter langen

[1]) Morse, 1880.
[2]) Baur, G., 1883.
[3]) Johnson, Alice 1883.

Kalbsembryo strahlen vier sehr deutliche Finger aus (Fig. 71). Zwischen der Basis des zweiten Fingers (2) und dem distalen Abschnitte des Radius (R) erhebt sich aus der Carpalplatte ein kurzer noch aus indifferentem Gewebe bestehender sehr deutlicher zapfenförmiger Fortsatz (1). Bei einem 1 $^1/_2$ mm grösseren Kalbsembryo hat sich dieser Fortsatz verlängert, er tritt noch schärfer hervor und steht jetzt auf der gleichen histologischen Stufe wie der II. und V. Finger in Fig. 71. Nach einer solchen Uebereinstimmung beider Stadien, kann es sich bei seiner sehr charakteristischen Lage, wohl kaum um etwas anderes als um die Anlage eines ersten Fingers handeln. Die Anlage dieses Daumens bewirkt auch äusserlich eine kleine hügelartige Hervortreibung (Fig. 71 H), die in den Schnitten der Serie ganz unverkennbar ist, jedoch von mir vorher trotz sorgfältigster Loupenvergrösserung nicht festgestellt werden konnte. (Die Oberflächenbilder sollen an anderer Stelle publicirt werden).

Die Extremität des Schweines ist ursprünglich auch pentadaktyl. Alexander Rosenberg hatte bereits auf die vier Strahlen hingewiesen [1]). Jedoch erst G. Baur gelang es bei einem Schweineembryo von 18 mm in einer Falte einen Metacarpus primus zu erkennen [2]).

Die von Al. Rosenberg und auch die von mir untersuchten Embryonen des Schaafes scheinen für die Beantwortung der Frage nach der Pentadaktylität etwas zu alt gewesen zu sein. Die ersten Stadien des Vorknorpels vermögen hierin allein Entscheidung zu bringen, ob es sich um ein wirkliches agenetisches Fehlen oder nur um ein sehr frühzeitig eintretendes Zugrundegehen des ersten Strahls handelt.

Reducirte und nicht reducirte Extremitäten zeigen im Vorknorpelstadium in Bezug auf Anordnung und Zahl der Fingerstrahlen keine principiellen Abweichungen. Sehr charakteristische Unterschiede treten jedoch zwischen beiden Gruppen hervor bei der Herausbildung der einzelnen Knorpelcentren. Man kann im Allgemeinen sagen, dass bei den unreducirten Extremitäten (Hand von Emys) alle Metatarsen, Metacarpen und jede Phalangenreihe des gleichen Horizontes auch gleichzeitig neben einander in Erscheinung tritt (S. 13, 14, 60, 72). Bei allen reducirten Formen entfalten sich — ebenso wie bei Struthio — die einzelnen Finger nach einander; und zwar verhalten sich die einzelnen Extremitäten hierin durchaus verschieden je nach dem Grade ihrer Reduction.

Zum Zwecke der Vergleichung habe ich drei neben einander gestellte Bilder von etwa gleich entfalteten vorderen Extremitäten von verschiedenen Artiodaktylen zur Darstellung gebracht. Das erste

---

[1]) Rosenberg, Al., 1873.

[2]) Baur, 1884.

Bild ist ein Schnitt durch die Hand eines 15 mm langen Kalbsembryo (Fig. 71). Man sieht vier sehr deutliche Fingerstrahlen und die oben bereits ausführlich beschriebene Anlage eines Daumenrudimentes (1). Diese fünf Finger sind unter einander durchaus nicht gleich sondern es bestehen sehr wesentliche Unterschiede zwischen den zwei bleibenden (3 und 4) und den regressiven Fingern (1. 2. 5). Die bleibenden Finger sind dicke in der Mitte kolbig angeschwollene und beträchtlich lange Säulen, welche auch äusserlich durch zwei Höcker angedeutet sind (Fig. 71, 3. 4). Die in der Mitte ihres Verlaufes entgegentretende Aufbauschung (Gel) ist die Anlage für das Metacarpophalangealgelenk. Die proximal von denselben liegenden Knorpel repräsentiren den Metacarpus III und IV. Der distale Abschnitt ist das Blastem für die Phalangenreihen.

Die drei übrigen Finger zeigen noch in keinem einzigen Falle ähnliche specielle Differenzirungen. An keiner Stelle lässt sich in denselben Knorpelintercellularsubstanz erkennen. Der zweite und fünfte Finger sind schmächtige kurze Stäbchen. Der erste Finger ist bloss ein winzig kleines Höckerchen. Alle drei stehen noch auf der Stufe des Vorknorpelgewebes.

Zieht man die gleichen Extremitäten bei einem $1^1/_2$ mm längeren Rindsembryo in Betracht, so findet man noch genau die gleichen Differenzen zwischen bleibenden und rudimentären Fingern. Der dritte und vierte Finger haben bereits eine knorplige erste Phalanx erhalten, indes beim zweiten und vierten Finger bloss die Metacarpen knorpelig sind. Der Daumen ist grösser geworden, hat sich histologisch aber kaum verändert.

Nicht nur beim Rinde, sondern auch beim Schafe (Fig. 72) und beim Schweine (Fig. 73) bestehen dieselben principiellen Unterschiede in der Intensität der Entfaltung der Strahlen selbst und ihrer einzelnen Abschnitte. [1]) Bei denselben sind ebenfalls die Metacarpen der bleibenden Finger schon knorpelig differenzirt, wenn die Randstrahlen erst aus jungem indifferenten Gewebe bestehen. Bei älteren Schweineembryonen haben auch der zweite und fünfte Finger jeder einen eigenen Metacarpus erhalten, indes die bleibenden Finger (3 und 4) wieder um eine Stufe höher ausgebildet sind und eine neue Reihe von Phalangen aufweisen. Es handelt sich bei reducirten und nicht reducirten Fingern nicht um eine verschiedenartige sondern nur um eine verschiedenzeitige Entfaltung.

Ebenso wie bei den Säugethieren entfalten sich auch bei den Carinaten die bleibenden Finger rascher als die übrigen. Im

[1]) Der erste Nachweis, dass beim Schafe der Metatarsus II und V sich „etwas später“ differenzirt als Metatarsus III und IV wurde schon von Alexander Rosenberg geliefert 1873, S. 131, Fig. 11, 12.

Fusse eines Hühnchens vom fünften Tage (Fig. 75) sind nur die Metatarsen der drei mittleren Finger knorplig. Die erste und die in diesem Schnitte nicht tangirte fünfte Zehe bestehen nur aus Vorknorpel.

Noch eklatanter kommen alle diese Verhältnisse beim Flügel zum Ausdrucke. Von allen fünf Fingern bekommt der dritte zuerst einen knorpligen Metacarpus. Er ist auch derjenige Strahl, welcher im Flügel des ausgewachsenen Vogels die höchste Stufe der Ausbildung erfährt. Fig. 76 zeigt den Flügel eines Hühnchens vom fünften Tage. Nur der mittelste Finger (3) zeigt eine Knorpelinsel in dem basalen zum Metacarpus gehörigen Abschnitte. Der benachbarte zweite und vierte und ebenso der weiter palmar gerichtete erste und fünfte Finger lassen noch nicht die geringste Spur von Knorpelintercellularsubstanz erkennen. Alle meine Serien durch den Flügel verschiedenster Carinaten bestätigen die schon von Elisa Norsa (1894) aufgestellte und auch von mir beim Strausse bewiessene Behauptung (S. 33), dass der längste Finger der Flugextremität nicht, wie bisher allgemein angenommen wurde, vom zweiten sondern vom Mittelfinger geliefert wird.

Aus all den vielen besprochenen Einzelfällen ergiebt sich ein ganz allgemeines Gesetz, welches ich in folgender Weise formulire:

Alle bleibenden Fingerstrahlen differenziren sich histologisch sehr frühzeitig und erfahren auch am ehesten eine scharf prononcirte Gliederung in ihre Einzelcomponenten. Bei den regressiven Randstrahlen gelangt das umgekehrte Princip zum Durchbruche. Sie legen sich vorknorpelig später an als die bleibenden Finger und bleiben in einzelnen Fällen viele Stadien hindurch auf gleicher Gewebsstufe stehen und bilden sich überhaupt nicht weiter aus. In einer anderen Reihe von Fällen formen auch sie sich zu Knorpel um, aber stets später als in den bleibenden Fingern, um dann verschieden rasch, bald schon in der Embryonalperiode, oder erst nachher im freien Leben einer gänzlichen histologischen Degeneration zu unterliegen.

In Folge des Zurückbleibens der Randstrahlen treten bei allen reducirten Extremitäten äusserlich so charakteristische Merkmale auf, dass es möglich ist selbst schon in den ersten Stadien reducirte von nicht reducirten Formen von einander zu trennen.

Alle unreducirten oder nur wenig reducirten Extremitäten (Schildkrötenhand, manche Säugethiere, Hand des Menschen) sind dadurch charakterisirt, dass bei ihnen — in Folge der gleichzeitigen oder nahezu gleichzeitigen Anlage aller fünf Strahlen — das terminale Ende schon im Vorknorpelstadium eine Scheibenform gewinnt. Ein solches Plättchen ist nahezu kreisrund (Taf. I Fig. 4—11, Taf. III Fig. 69 und 74) und kann

selbst z. B. bei der Hand des Menschen sogar breiter sein als lang. Der Rand dieses Endplättchens ist ursprünglich ganz glatt (Taf. I Fig. 4—8, Fig. 25, Taf. III Fig. 69). Erst mit dem Beginn der Verknorpelung vom Metatarsus und Metacarpus, bisweilen auch noch etwas früher wölben sich an dem Aussenrande fünf kleine buckelförmige Auftreibungen hervor, welche durch ganz seichte Einschnitte von einander getrennt werden. Der Rand gewinnt hierdurch einen leicht wellenförmigen Habitus (Taf. I Fig. 9—11, Fig. 27. 28. 29, Taf. III Fig. 74). Die Einschnitte vertiefen sich bei den Formen mit freien Strahlenabschnitten ganz successive zu den Fingereinschnitten (Taf. I Fig. 12—15).

Bei den Formen mit reducirten Extremitäten kommt es niemals zur Ausbildung einer scheibenförmigen Endplatte. Das terminale Ende der freien Extremität ist je nach der Zahl der bleibenden Strahlen bald bicuspidal oder tricuspidal. Die rudimentären Strahlen sind in der Regel äusserlich nicht mehr markirt oder treten erst in späten Phasen etwas deutlicher hervor (Artiodactylen).

Die Entfaltung der Extremitäten bei Amphibien.

Einige in der Litteratur gemachte Angaben über die Entfaltung der Extremitäten bei den Amphibien stehen durchaus nicht in Uebereinstimmung mit meinen vorher skizzirten Befunden bei Emys und Struthio. Deshalb sehe ich mich veranlasst, auch dieses Kapitel in das Bereich meiner Betrachtungen zu ziehen und insbesondere zu prüfen, worin speciell diese Differenzen bestehen und nach welchen Methoden diese Untersuchungen angestellt wurden.

Die älteren Angaben, insbesondere die viel citirten Beschreibungen von Rusconi (1821) beziehen sich alle nur auf die bei verschiedenen Objekten gesehene äussere Form derselben. Der von Goette (1879) eingeschlagene Weg der Untersuchung macerirter Objekte bedeutet zwar einen entschiedenen Fortschritt, jedoch war es ihm trotz Lupenvergrösserung nicht möglich, die Details dieser Vorgänge in einwandsfreier Weise zu erkennen. Strasser (1879) fügte seiner Arbeit eine besondere Tafel bei, auf welcher sehr übersichtlich die auf einander folgenden Stufen der Extremitätenentfaltung von drei verschiedenen Tritonarten und Salamandra dargestellt sind (Taf. XVI). Berücksichtigt man die Textbeschreibung und vergleicht ausserdem alle mehr als fünf Dutzend betragenden einzelnen Bilder (Taf. XVI), so vermisst man unter ihnen irgend ein Objekt, welches auch nur einen annähernd scheibenförmigen Extremitätenendabschnitt besitzt. Gerade dieses ist jedoch ein sicheres Kriterium für unreducirte Extremitäten (s. oben). Aus diesem Grunde muss ich behaupten, dass ihrer äusseren embryonalen

Form nach die Extremitäten der Urodelen sich nicht in diese Kategorie unterordnen lassen.

Eine jede Extremität von Tritonembryonen ist in frühen Stadien lang und schmal und läuft in zwei oder drei Höcker aus. Auf solchen Stufen zeigen Tritonenextremitäten die grösste Aehnlichkeit mit gleich entfalteten Strausse nextremitäten. Die Kongruenz zwischen beiden ist oft eine geradezu frappante. Der in Fig. 31 und 32 abgebildete Fuss des Ratiten ist dreihöckrig und nahezu bis in's Detail gleich gebildet mit dem von Strasser abgebildeten Fusse eines Triton taeniatus von 13 mm (Taf. XVI). Auch noch auf späterer Stufe bleibt diese Uebereinstimmung erhalten. Meine Fig. 34 und 39 entsprechen ganz der hinteren Extremität eines älteren Triton von 13.5 mm. Triton cristatus von 20,0 mm und einer Hand bei Salamandra von 17,0—18,0 mm. Eine solche Form der Extremitäten, wie sie auf Taf. II in Fig. 30—39 und Fig. 45—55 von mir abgebildet wurde, ist jedoch nicht nur für den Strauss oder die Flugvögel allein charakteristisch, sondern sie kommt als typisch überhaupt allen Vertebraten mit reducirten Gliedern zu. Deshalb muss ich auch weiterhin behaupten, dass die Extremitäten von Triton sich ihrer äusseren Formentfaltung nach ganz verhalten wie regressive Gliedmaassen.

Es wird von allen Beobachtern übereinstimmend berichtet, dass die primitiven Extremitäten bei Amphibien nur zwei oder drei höckrig sind. Jedoch erlaubt ein solches Bild noch keinerlei Schluss, über die Anzahl der in einem solchen Stadium überhaupt schon vorgebildeten Fingeranlagen. Bei den Fig. 32—34 und 37—39 abgebildeten Füssen waren äusserlich auch nicht mehr als drei Höcker bemerkbar. Die Untersuchung auf Schnitten hat gezeigt, dass bereits fünf Fingeranlagen vorlagen. Nicht anders verhält es sich beim Flügel. Aussen sah ich nur drei bis vier Höcker (Fig. 47—49, Fig. 50—54). Später habe ich in ihnen fünf deutliche zum Theil sogar schon knorplige Finger erkannt. Gleiche Erfahrungen kann man an Säugethierembryonen (Taf. III Fig. 71 Kalb, Fig. 72 Schaf, Fig. 73 Schwein) und Carinaten (Fig. 75. 76) machen.

Nicht anders verhält es sich auch bei den Amphibien. In Fig. 17 und 18 hat Goette (1879) einen Arm von Triton cristatus abgebildet. Der dritte und vierte Finger liegen beide in einem gemeinsamen und wenig prominenten Hügel („Randwulst") und sind äusserlich als isolirte Finger nicht kenntlich, trotzdem (in Fig. 18) der dritte und vierte Finger dem ersten und zweiten Finger nur sehr wenig an Grösse nachstehen.

Aus den obig dargelegten Gründen muss ich behaupten, dass die schon seit Anfang dieses Jahrhundertes stets von Neuem wiederholte Argumentation — dass bei Amphibien

die Finger deshalb phyletisch verschieden alt sind, weil sie in der Ontogenese verschieden spät hervorsprossen — ebenso unzulässig ist als wenn irgend Jemand behaupten würde, dass bei Säugethieren die Milchzähne den verschiedensten Zahngenerationen angehören, weil die einzelnen verschieden spät die Schleimhautfläche durchbrechen.

Die Angaben, welche Goette (1879) gemacht hat, betrafen macerirte Objekte, dürften daher nach modernen Anschauungen nicht ganz einwandsfrei sein. Hingegen entspricht der von Strasser (1879) eingeschlagene Untersuchungsweg allen Anforderungen einer raffinirten Technik. Deshalb werde ich mich zunächst auch nur auf dieselben beziehen dürfen und erst in zweiter Linie auf bestätigende Befunde Goette's einzugehen haben.

Der allgemeine Lauf der Ontogenese bei Amphibienextremitäten ist folgender:

„Schon im zapfenförmigen Stadium (Triton taeniatus 12,0 mm). wo kaum die Rundung der Spitze gestört ist, erscheint das Femur deutlich vorknorpelig.“ [1]) Auch „der Humerus ist schon zu einer Zeit, wo er noch keine Verknorpelung zeigt, weiter entwickelt“. [2]) Im Humerus und Femur tritt zuerst Verknorpelung ein,[3]) zu einer Zeit, in welcher die beiden Elemente des Vorderarmes noch aus zwei indifferenten Gewebssäulen bestehen. Erst bei $1—1^1/_2$ mm grösseren Tritonen erreichen sowohl Radius, wie auch die Ulna „eine prochondrale Centrirung gegenüber dem Humerus“.[4])

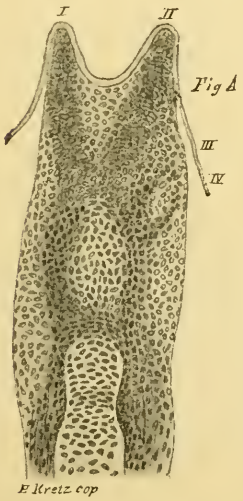
Bis zu diesem Stadium ist die Differenzirung bei Amphibien und Amnioten eine durchaus identische und besteht in einer allmählich distalwärts vorrückenden Verknorpelung (S. 15, S. 18). Erst in den distalen Partien treten Unterschiede auf, zu deren Schilderung ich jetzt übergehe.

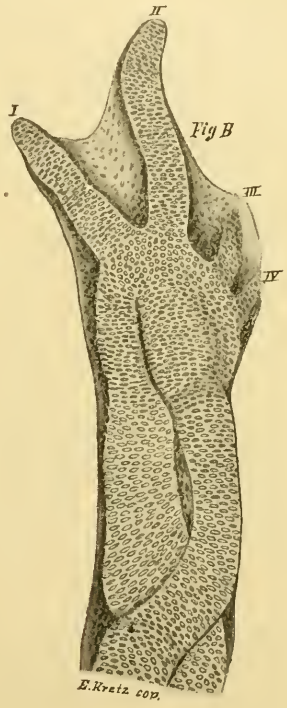
Den Bericht über die weitere Entfaltung überlasse ich Strasser: „Das carpale Achsengewebe bildet also eine durchbohrte Platte oder einen Ring, von dessen distalen und ulnaren Rande die Achsengewebe des ersten und zweiten Fingers als scharfe Fortsätze, diejenigen des dritten und vierten Fingers aber vereinigt als ein breites Segment fächerartig abstrahlen.“ [5]) Betrachtet man die Hand von Triton taeniatus, welche dieser Beschreibung zu Grunde gelegt ist,[6]) so sieht man den ersten und zweiten Fingerstrahl als scharf gesonderte Gewebssäulen distalwärts divergiren. In ihnen sind bereits Spuren von

[1]) Strasser, 1879, S. 296.
[2]) Ibidem S. 278.
[3]) Ibidem S. 279.
[4]) Ibidem S. 281.
[5]) Ibidem l. c. S. 279.
[6]) Ibidem Taf. XVIII, Fig. 1.

Knorpelintercellularsubstanz ausgebildet. Die Anlagen für den dritten und vierten Finger bestehen hingegen noch aus dichtem indifferenten Gewebe, sind weniger gegen die Umgebung geschieden, jedoch bereits so mächtig entfaltet, dass sie durch ihre Gewebsmassen äusserlich den ulnaren Randwulst hervortreiben.

Fig. 6 der nächstfolgenden Tafel (XIX) repräsentirt das gleiche Stadium der Handentfaltung von Salamandra maculosa, nur sind in diesem Schnitte die Anlagen für die beiden ulnaren Finger (3 und 4) noch schärfer von einander getrennt durch ein zwischen sie tretendes Intercarpalgefäss. Zwischen dem ersten und zweiten Finger einerseits und dem dritten und vierten Finger andererseits beruht der Hauptunterschied in einer verschiedenen Grösse und verschiedenen Abgrenzung gegen die Umgebung. Was jedoch die histologische Differenzirung anbetrifft, so sind die Unterschiede zwischen beiden Gruppen





äusserst gering. In der ersten sind nur Spuren von Knorpelintercellularsubstanz vorhanden, welche den übrigen abgehen. Es muss daher als ganz ausgeschlossen erachtet werden, dass zwischen den Anlagen aller vier überhaupt auftretenden Finger grosse ontogenetische Altersdifferenzen bestehen könnten.

Ein noch etwas jüngeres Stadium, als das zuletzt beschriebene

Strasser's, bei welchem alle vier Finger der Tritonenhand noch durchaus vorknorplig waren, ist von Goette abgebildet worden.

In der Figur 6 Goette's (nebenstehende Textfigur *A*) ist nur der Humerus knorplig. In der distalen Partie bestehen die einzelnen Abschnitte noch aus einem Gewebe, welches eine Vorstufe des hyalinen Knorpels bildet. Ulna und Radius vereinigen sich bogenförmig in der Carpalplatte. Von der letzteren gehen distalwärts die Anlagen für den ersten und zweiten Finger aus (I und II). Jedoch sind dieses nicht die einzigen Anlagen. In den ulnaren Randwulst strahlen zwei kleine Zellensäulen aus (III und IV). Goette selbst hat diese beiden kleinen ulnaren Strahlen nicht weiter bezeichnet. Ihr Ursprung aus der Carpalregion, ihre übereinstimmende Lagerung mit den wahren Fingern, — mit welchen sie auch eine gleiche gewebliche Ausbildung gemein haben, — lässt wohl kaum einen anderen Schluss zu, als dass wir es in ihnen mit zwei weiteren Fingeranlagen zu thun haben. Diese Schlussfolgerung wird ohne jede weiteren Worte zur Evidenz bestätigt durch die Vergleichung von Fig. *A* mit dem nebenstehenden etwas älteren Stadium der Fig. *B*.

Figur *A*[1]) ist ein ganz einwandsloser Beweis, dass auch Goette, ebenso, wie vorher erwähnt, Strasser bei Amphibien eine nahezu gleichzeitige Differenzirung der Fingeranlagen gesehen hat.

Amnioten und Amphibien gehen also von einer gleichen Extremitätenanlage aus. In der weiteren Entfaltung allerdings treten insofern Unterschiede auf, als sich bei den letzteren die beiden radialen und tibialen Strahlen rascher hervorbilden, als die ulnaren und fibularen.[2]) Im Fusse von Triton entstehen die erste und zweite Zehe nahezu gleichzeitig.[3]) Im Salamandrafusse entfaltet sich durchgehend die zweite Zehe am raschesten von allen. Strasser betont gerade letztere Erscheinung;[4]) Goette hat sie für unwesentlich gehalten.[5]) Auch die Zehen des Randwulstes entfalten sich bei Salamandra „verhältnissmässig schneller“,[6]) als bei Tritonen. Ausser-

[1]) Allerdings bezieht Fig. 6 von Goette sich auf eine regenerirte Extremität. Die Unterschiede dürften jedoch nicht von principieller Bedeutung sein. Goette selbst hat behauptet: „dass die Skeletbildung bei der Regeneration im Wesentlichen ebenso verläuft, wie bei der primären Entwicklung und daher als eine Wiederholung der letzteren bezeichnet werden kann.“ (1879, S. 15.)

[2]) Strasser, S. 297.

[3]) Ibidem S. 297, 308.

[4]) Strasser, l. c. S. 278, 297, 298. Das äussere Hervorwachsen, S. 307. Erste Verknorpelung, S. 302, 304, 308.

[5]) Goette bezeichnet geringe zeitliche Unterschiede in der Entfaltung als „nicht von Belang“ (1879, S. 44).

[6]) Strasser, l. c. S. 307.

dem sind von beiden Autoren auch leichte Grade von individueller Variation gesehen worden.

Abweichend von den Urodelen ist die Genese der Fingerstrahlen bei den Anuren. Nach Goette unterscheiden diese „sich von den Tritonen dadurch, dass die Strahlen vom zweiten an nicht successiv, sondern gleichzeitig angelegt werden, wobei sogar die ulnaren (fibularen) früher deutlich werden,[1]) oder mit anderen Worten; die Anuren zeigen das Gegentheil von den Urodelen.

In der verschiedenzeitigen Ausbildung der Strahlen verhalten sich die Amphibien nicht anders, wie überhaupt alle anderen Vertebraten. Diejenigen progredienten Finger, welche bei ausgewachsenen Thieren die höchste Ausbildung und grösste Länge und Dicke erreichen (confer S. 117, Textfigur *N* und *R*), entfalten sich rascher,[2]) als die an Phalangenzahl reducirten kleineren, dem regressiven Extremitätenrande[3]) zugehörigen fibularen und ulnaren Strahlen.

Ueberhaupt dürfte es ganz unberechtigt sein zu meinen, wie es von mancher Seite hingestellt worden ist, dass die Entfaltung der Amphibienextremität so ursprüngliche Verhältnisse aufweist, wie sie bei den höheren Vertebraten nicht mehr bestehen. Die ganze Verknorpelungsfolge bei Amphibien findet auch unter den Warmblütern eine ganz gleiche Vertretung. Orientiren wir uns zunächst über erstere, so finde ich bei Strasser folgende diesbezügliche Angabe: „Die Reihenfolge der Verknorpelung scheint also bei den Tritonarten (taeniatus und alpestris) folgende zu sein.“[4])

---

[1]) Goette, 1878, a, S. 246.

[2]) Ueber die Berechtigung zu dieser Behauptung S. 28. S. 74 Tabelle. Erste Reihe.

[3]) Es ist bekannt, dass bei den Amphibien die Fingerzahl eine sehr differente ist. Von allen Autoren, die sich bisher über diese Erscheinungen geäussert haben, wird ganz übereinstimmend die pentadactyle Hand als Ausgang betrachtet und alle Extremitäten mit einer geringeren Zahl werden als Reduktionsformen angesehen. Die von Goette (1879, Taf. V, Fig. 27—45) durchgeführte Vergleichung hat ergeben, dass der Reduktionsprocess an der ulnaren respektive fibularen Seite ansetzt und sich von hier aus weiter erstreckt. Die tetradactyle Hand von Triton ist durch Schwund des fünften Fingers entstanden (Fig. 27, 29). Die dreifingerige Form der Hand des Proteus (Fig. 42, I, II, III) wird durch Reduktion des vierten und fünften, der zweifingerige Fuss (Fig. 43, I, II) durch Wegfall aller drei fibularen Finger erklärt.

Nach meiner Auffassung zeigt die retardirte Entfaltung des dritten und vierten Fingers bei der Hand von Triton einen entschieden regressiven Charakter derselben an und deutet ein weiteres Fortschreiten desjenigen Reduktionsprocesses an, welcher durch die Agenesie des äussersten Randfingers (fünfter Fingerstrahl) sinnesfällig eingeleitet ist und zu solchen Zuständen herüberführt, wie sie die dreifingerige Hand und der zweifingerige Fuss des Olmes schon heutzutage erreicht haben.

[4]) Strasser, 1879, S. 284.

1. Humerus,
2. Radius,
3. Fingerachsen (proximaler Theil),
4. und 5. Basale commune und Ulna,
6. die beiden radialen Carpalsäulen.

Diese Uebersicht zeigt sehr deutlich eine Diskontinuität des Verknorpelungsganges. Auf dem Humerus folgt der Radius, dann wird aber der Carpus übersprungen und es erscheinen Knorpel in den mehr proximalen Theilen der Fingerachsen, welche die Anlagen für Metacarpen darstellen. Der Carpus verknorpelt erst später, jedoch nicht gleichzeitig. Als erstes Element desselben erscheint das Carpale 2 (von Strasser unnöthiger Weise als Basale commune bezeichnet) und erst an sechster Stelle (obige Zusammenstellung) folgen dann die übrigen Carpalstücke nach.

Nicht anders verläuft dieser Process beim Fusse: „Die gewebliche Entwicklung schreitet an verschiedenen Stellen verschieden rasch vorwärts. Auch hier bilden sich die Centren der Zeit nach nicht entsprechend der proximo-distalen Reihenfolge.“ [1]) „Die gewebliche Entwickelung in den proximalen Theilen der ersten und zweiten Fingerachse ..... hält ungefähr gleichen Schritt mit derjenigen der Tibia und Fibula, ja sie geht etwas rascher vor sich.“ [2]) „Ferner tritt der erste Knorpel in den proximalen Theilen der ersten und zweiten Fingerachse und ihrem Basale früher auf, als im proximalen Theil des Tarsus.“ [3])

Die vorstehenden Angaben Strasser's beweisen, dass bei den Tritonen die Verknorpelungsfolge keine so regelmässig distalwärts fortschreitende ist wie bei den niederen Formen (Selachier, Emys, Struthio), sondern eine beträchtlich diskontinuirliche Unterbrechung zeigt. Dieselbe äussert sich darin, dass zunächst sowohl Carpus, wie auch der Tarsus übersprungen werden. Gerade ein solcher Modus der Entfaltung ist aber für alle höheren Vertebraten typisch (S. 45, S. 64 Tabelle). Daraus folgt, dass die Entfaltung des Extremitätenskelets bei den Amphibien keineswegs einen ursprünglichen Typus zeigt, sich vielmehr eng anschliesst an die höheren, abgeänderten Vertebraten. Jedenfalls muss die Extremitätenontogenese der jetzigen Amphibien als eine durchaus ungeeignete Form bezeichnet werden zur Begründung irgend einer Extremitätentheorie.

---

[1]) Strasser, 1879, S. 298.
[2]) Ibidem S. 297.
[3]) Ibidem S. 298.

Allgemeine Betrachtungen.

Ueber die primitive Kürze aller Extremitätenskeletstücke.

Auf die primitive Kürze der langen Extremitätenknorpel bei den Amphibien hat zuerst Goette hingewiesen, er sagt: „Einmal ist nicht zu verkennen, dass die Anlagen der Arm- und Schenkelknochen im Verhältniss zu denen der Carpalia und Tarsalia um so kürzer erscheinen, je jünger sie sind, ja bisweilen kaum länger als ein Carpale oder Tarsale.“ [1]) Genau entsprechende Verhältnisse habe ich auch bei Emys beschrieben (S. 12). Auch vom Femur und Humerus legt sich zuerst der Diaphysenabschnitt an als ein ganz kleiner kurz ovaler Knorpel. Nur bei den allerhöchsten Vertebraten (Homo, Carinaten) nimmt derselbe schon in den frühesten Stadien eine länglich ovale Form an. In gleicher Weise zeichnen sich auch Ulna und Radius, Tibia und Fibula durch eine gleiche primitive Kürze aus.

Emys übertrifft hierin alle Warmblüter. Alle sogenannten langen Knorpel des Vorderarms sind bei ihrer ersten Centrirung nur wenig grösser, wie irgend ein Phalangenabschnitt. Die Ausbreitung der Verknorpelung geht vom primitiven Diaphysen-Abschnitte aus und bildet erst sekundär die Epiphysenenden (Taf. I, Fig. 21, 22, 23). Unter den Säugethieren zeigen insbesondere Raubthiere ein derartig primitives Verhalten. Bei den in Fig. 69 und 70 abgebildete Katzenembryonen sind Ulna und Radius zwar deutlich knorplig, jedoch noch sehr kurz. Ein Kalbsembryo besass selbst in einem späteren Stadium eine Ulna [2]) und einen Radius, welche kaum doppelt so lang waren, wie die Metacarpen (Fig. 71). Hingegen fand ich bei einigen Nagern schon bedeutend früher eine lange Form (Kaninchen Fig. 74, Maus Fig. 68); ihnen schliessen sich beide Extremitäten der Carinaten an (Huhn Fig. 75, 76).

Ein weiteres sehr schönes Beispiel von primitiver Kürze und ursprünglicher Gleichartigkeit der Phalangen mit den eigentlichen Carpalelementen bieten Embryonen von Echidna. Hochstetter [3]) hat einen Flachschnitt durch die Hand eines Embryo Nr. 45 abgebildet. Auf Radius und Ulna folgt eine grössere Zahl von rundlichen, wenig hohen Knorpeln, von denen nur die proximalsten als Ulnare, Radiale und Intermedium bezeichnet sind. Ein ausgewachsenes Exemplar von Echidna steht mir leider nicht zur Verfügung, deshalb bin ich auch nicht in der Lage, die übrigen unbezeichneten Elemente speciell zu

[1]) Goette, 1879, S. 11.

[2]) Zur Erläuterung dieser Zeichnung muss ich noch besonders hinzufügen, dass die Ulna mit Ausschluss des Olecranonabschnittes in ihrer ganzen Länge getroffen vorliegt.

[3]) Hochstetter, 1896, Taf. XVI, Fig. 5.

homologisiren. Ausser jedem Zweifel repräsentiren jedoch die vom Carpus distal gelegenen drei Knorpel eines jeden einzelnen Strahlen nur die Metacarpen und Phalangen. Letztere sind aber bei Echidna, nicht wie bei den meisten Vertebraten etwas länger als die Carpalien, sondern im Gegentheil in proximodistaler Richtung eher niedriger als rund. (Fig. 5 von Hochstetter.)

Die primitive Kürze und Gleichheit aller Extremitätenskeletstücke bei Vertretern niederer Formen weist darauf hin, dass alle in der Jetztzeit sogenannten langen Knochen in der Phylogenese durch einseitige Differenzirung aus unter einander gleichartigen Stücken entstanden sind, wie sie jetzt etwa noch in der Selachierextremität und bei einigen Cetaceen zu finden sind, in der Vorzeit aber bei den Macrotrachelen vorkamen. Am aller übersichtlichsten leuchtet diese Kongruenz hervor, wenn man z. B. die Flosse von Baptanodon discus vergleicht mit einer solchen Hand der Emys, in welcher ein jedes Skeletstück seine in der ersten Ontogenese beobachtete ursprüngliche Grösse besitzt.[1])

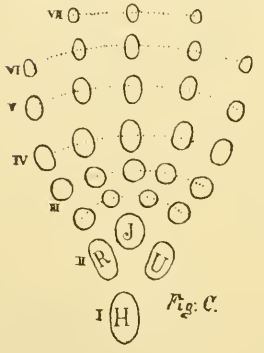


Fig. C.

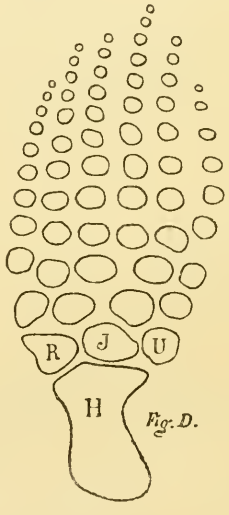


Fig. D.

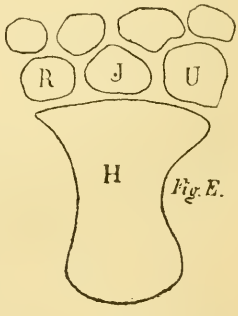


Fig. E.

[1]) Fig. C. ist eine Kombinationsfigur aus verschiedenen Stadien von Händen der Emys. Die Grösse wurde bestimmt bei annähernd zwanzigfacher, stets gleicher Vergrösserung. Die Lagerung der Carpuselemente und die anfängliche Richtung der Fingerstrahlen entspricht im Allgemeinen Fig. 29. Die Grösse von Humerus, Ulna und Radius ist zwei bedeutend jüngeren Embryonen entnommen. Die ungefähre Grösse der Phalangen wurde bei mehreren älteren Embryonen bestimmt.

Fig. C. stellt jene Form der Schildkrötenhand dar, welche resultiren würde, wenn alle einzelnen ihrer Komponenten sich gleichzeitig anlegen würden. In der That jedoch legen sich, wie ich an einer früheren Stelle (S. 15) ausführlich dar-

Sieht man davon ab, dass die Strahlen bei Emys noch divergiren,[1]) bei Baptanadon[2]) stark konvergiren, andererseits letztere Extremität auch mehr Phalangenreihen besitzt, wie die Schildkröte, so besteht dennoch in den allgemeinen Proportionen jedes einzelnen Abschnittes bei beiden die denkbar grösste Uebereinstimmung.

Bei beiden ist das am meisten proximal gelegene Stück auch das überhaupt längste Element. Bei Baptanodon bestehen zwischen Metatarsen und Zehenphalangen, abgesehen davon, dass letztere etwas kleiner sind, sonst keine prinzipiellen Unterschiede von den Tarsalien. Ein Gleiches gilt auch für die Schildkrötenhand, wenngleich auch zugegeben werden muss, dass die Metacarpen schon gleich bei ihrer ersten Centrirung leicht länglich oval sind.[3])

Die Elemente der Baptanodonflosse liegen in Querreihen.[4]) Auch bei der Schildkrötenhand treten gleiche Querreihen hervor, wenn man die etwa gleichzeitig entstehenden Elemente unter einander verbindet. (S. 14. 15.)[5])

Bei einer solchen in Fig. *C* vorgenommenen Konstruktion kommt das Intermedium ausserhalb der proximalen Carpalreihe zu liegen. Diese Besonderheit veranlasste mich, die speciellen Eigenthümlichkeiten des Intermedium im Vergleich mit den eigentlichen Carpalien näher zu präcisiren.

Zieht man die Hand einer ausgewachsenen Schildkröte zu Rathe (Taf. I Fig. 18), so ist ganz unverkennbar, dass das Intermedium zwischen die distalen Enden von Ulna und Radius hineinragt. Bei mehreren Autoren finde ich die Behauptung aufgestellt, dass es sich um eine Verlängerung des Intermediums handelt, welche erst sekundär zwischen die beiden Vorderarmknochen trat. Eine solche Deutung findet durch die Befunde bei ganz jungen Schildkrötenembryonen ihre Widerlegung. Schon gleich von Anfang an bei seiner ersten Differenzirung liegt das Intermedium zwischen Ulna und Radius (cf. hierzu auch ein älteres Stadium in Fig. 24, 25). Es

---

gelegt habe, die Elemente in proximo-distaler Aufeinanderfolge jedoch unter einander ungleichzeitig an. Wenn z. B. die Carpalia sich knorplig centriren, dann haben bis dahin Humerus, Radius und Ulna bereits ihre Ausgangsform geändert und sind zu länglichen Knorpeln ausgewachsen.

[1]) Bei ausgewachsenen Schildkröten liegen alle Fingerstrahlen parallel, Taf. I Fig. 18.

[2]) Das Original ist von Marsh abgebildet worden (1880 b).

[3]) Sonst gehören die Metacarpen der Emys zu den allerursprünglichsten Elementen der ganzen Extremität. Selbst bei den ausgewachsenen Thieren sind die Metacarpen in ihrer Achse kaum grösser wie eine einzelne Phalanx. Taf. I, Fig. 18.

[4]) Auf diese Querreihen bei der Baptanodonflosse hat bereits Thilenius ausführlich verwiesen. 1896, S. 539, Textfigur.

[5]) In Textfigur C durch punktirte bogenförmige Linien dargestellt.

kann sich also in dieser Lagebeziehung nur um ein sehr primitives Verhältniss handeln.

Auch noch in anderer Hinsicht ist das Intermedium ausgezeichnet. Es legt sich zwar später an als Ulna und Radius, aber immerhin entschieden früher als die eigentlichen Carpalia (S. 15). Ich besitze sowohl eine Serie für das Intermedium als auch für das Intermediotibiale, in welcher dieselben auf das deutlichste centrirt sind, hingegen alle anderen Carpalien und Tarsalien ohne Ausnahme noch gar nicht abgrenzbar sind. Auch ist das Intermedium schon bei seiner ersten Differenzirung mindestens um das Dreifache grösser als die eigentlichen Carpalien.

Diese ganze Sonderstellung des Intermediums der Schildkröte unter den eigentlichen Carpalien scheint mir mit Entschiedenheit dafür zu sprechen, dass dasselbe kein Element des Carpus ist, sondern vielmehr dem Vorderarm zugehört und die Bedeutung eines Intermedium antebrachii besitzt.

Diese dritte Komponente des Vorderarmes, welche als Intermedium antebrachii bezeichnet wird, ist keine recente, sondern eine uralte Bildung, welche auch schon im Jura bei der Hinterflosse des Baptanodon[1]) (S. 60, Fig. *D. J.*) und den Ophthalmosauridae[2]) (Fig. *E. J.*) vorkam. Der Nachweis eines so alten in typischer Lage befindlichen Skeletstückes, auch bei Emys, ist ein weiterer Beweis für die Ursprünglichkeit der Schildkrötenextremität.

Die Acceleration der Entfaltung.

Nach der Durchmusterung der Gliedmaassenskeletogenese bei Vertretern aller landlebenden Wirbelthiere erübrigt noch festzustellen, welche von den differenten Ontogenesen den ursprünglichen Typus wiedergiebt und welche Abänderungen desselben vorstellen. In zweiter Instanz muss weiter beantwortet werden, auf welche kausalen Momente die bestehenden Abweichungen zurückzuführen sind.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Primitivität eines Vorganges kann als ein leitendes und allein Ausschlag gebendes Moment nur die streng geregelte gesetzmässige Folge der Geschehnisse erachtet werden. Dieses Postulat findet sich in der Extremitätenskeletogenese von Emys in einwandsfreier Form realisirt. Bei Emys schreitet

[1]) Im Originale handelt es sich zwar um eine Hinterflosse. Des Vergleiches wegen habe ich in meine Zeichnung D die Bezeichnung eingeführt als wäre es eine vordere Extremität.

[2]) Figur E ist eine Kopie nach einer Zeichnung, welche G. Baur gegeben hat: Ueber den Ursprung der Extremitäten der Ichtyopterygia. Separatabdruck aus dem Bericht über die XX. Versammlung des Oberrheinischen geologischen Vereins, S. 1—4, Fig. 4.

die Zone der knorpligen Differenzirung in proximodistaler Richtung in regelmässigen Etappen vor ohne eine jede Unterbrechung. Auf den Humerus folgt Ulna und Radius, auf diese der Carpus, auf letzteren der Metacarpus und eine Carpalreihe nach der anderen (S. 15). Dieser Vorgang ist ebenso regelmässig wie das Ankrystallisiren eines Gliedes nach dem anderen bei der Hervorbildung eines Jupiter- oder Saturnbaumes.

Einen gleichen Entfaltungsgang hält auch Struthio ein. Nur insofern besteht ein Unterschied, als sehr bald nach der Centrirung der Tarsalia und Carpalia auch die Differenzirung von Metatarsalia und Metacarpalia erfolgt. Sonst wird eine gleiche, dem terminalen Ende der freien Extremität zuschreitende Ausbildung des Skelets streng inne gehalten.

Auch die Genese des Extremitätenskelets der Selachier erfolgt nach gleichem Principe. Die ausführlichsten Angaben hierüber verdanken wir Mollier. Er berichtet Folgendes: „Wir fanden bei Torpedo folglich die erste Skeletanlage der Brustflosse in Form einer, in der Flossenbasis gelegenen kontinuirlichen basalen Zellspange (primäres Basale).“ [1]) „In einem etwas älteren Stadium .... ist die Skeletanlage histologisch etwas weiter zu Prochondralgewebe differenzirt und es beginnen die Strahlen .... von dem primären Basale aus hervorzuwachsen.“ [2]) „Erwähnen will ich nur, dass die Verknorpelung auch wieder zunächst im Bereich des ursprünglich primären Basale Platz greift und von hier aus lateral sich ausdehnt. Der Beginn der Abgliederung der Strahlen von den Basalia, sowie die Quergliederung der Radien selbst erfolgt in lateraler Aufeinanderfolge.“ [3])

Aus diesen Beobachtungen Mollier's folgt, dass in der Extremität von Torpedo sowohl die vorknorplige Anlage des Skelets, wie auch der Verknorpelungsprocess selbst, als auch die Ab- und Quergliederung der Radien, kurz alle Entfaltungsvorgänge der Extremität zunächst in lateraler Aufeinanderfolge vor sich gehen.

Auch Dohrn hatte schon früher die Angabe gemacht, dass „die ersten Spuren der Verknorpelung sich an der Basis der Flosse zeigen.“ [4])

Nicht anders verhält es sich auch bei Accipenser. Mollier sagt: „Das Skelet besteht aus einem kurzen, in der Flossenbasis gelegenen primären Basale, von welchem aus in die freie Flosse fünf kurze Zellfortsätze ausgehen.“ [5])

---

[1]) Mollier, 1893, S. 30.
[2]) l. c. S. 31.
[3]) l. c. S. 37.
[4]) Dohrn, 1884, S. 164.
[5]) Mollier, 1896, S. 196.

Alle höheren und abgeänderten Vertebraten, Säugethiere, Carinaten und die bisher untersuchten Amphibien zeigen in der Folge der Differenzirung ihrer Extremitätenskeletstücke gewisse Abweichungen, die sich in ihrer Gesammtheit am allerleichtesten übersehen und deuten lassen bei einer Zusammenstellung in tabellarischer Form.

Bei Aufstellung einer derartigen Uebersicht konnte ich nur das allgemeine Auftreten von Knorpelstücken in den einzelnen Querzonen der Gliedmaassen berücksichtigen, ohne hierbei auch die bei vielen Vertebraten bestehenden Unterschiede in der Ausbildung der Längsstrahlen gleichzeitig zum Ausdrucke bringen zu können. (S. 34, 74, Tabelle).

Die voranstehende Bezeichnung des Gliedmassenabschnittes bezieht sich auf die ganze Zeile. Der Name der einzelnen Species oder Thiergruppe gilt für die Vertikalreihe. Die Zahlen deuten an, in welcher Aufeinanderfolge der Beginn der Knorpeldifferenzirung einzutreten pflegt.

Allgemeine Reihenfolge der Knorpeldifferenzirung in Extremitätenskeletstücken bei verschiedenen Gruppen.

		Regelmässige Aufeinanderfolge	Geringe Abweichung		Abänderung der Reihenfolge		Grösste Abänderung	
		Emys.[1])	Struthio	Apteryx	Carinaten	Säugethiere.	Triton und Salamandra	
Humerus	Femur	1 „	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	
Ulna. Radius	Tibia, Fibula	2 „	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „[7])	
Carpus	Tarsus	3 „	„ „	„ „	4 4[5])	4 4	4 4[8])	
Metacarpus	Metatarsus	4 „	Acceleration der Entfaltung[2])	Sehr starke Acceleration der Entfaltung[3])	3 3[4])	3 3[6])	3 3[9])	
Phalanx I	„ „	5 „	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	
Phalanx II	„ „	6 „	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	
Phalanx III	„ „	7 „	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	
Phalanx IV	„ „	— —	— 8	— —	— 8	— —	— 8	
Phalanx V	„ „	— —	— 9	— —	— —	— —	— —	

[1]) S. 15. [2]) S. 28, 34. [3]) S. 47, 66. [4]) S. 45, 47. [5]) Goette 1878 a, S. 246. [6]) S. 45, 46, 47. [7]) S. 54. [8]) S. 57. [9]) Goette 1878 a, S. 246.

An Emys schliesst sich Struthio. Beide befolgen den vorhin geschilderten Gang der Entfaltung. Aehnlich wie Struthio verhält sich auch Apteryx. Auch bei ihm wird die Differenzirung des Carpus von den distal gelegenen Skeletstücken überflügelt. Parker bildet einige Schnitte durch den Carpus von Apteryx ab und erwähnt auch noch ganz ausdrücklich, dass bei denselben der Carpus noch jung knorplig war, hingegen die Fingerabschnitte schon wohl ausgeprägten Knorpel aufwiesen.[1])

Sehr abweichende Verhältnisse bieten Carinaten (S. 45—47), Säugethiere (S. 46) und Amphibien (S. 58), insofern bei ihnen der Metacarpus und Metatarsus sich früher differenziren als Carpus und Tarsus.

Zeitliche Unterschiede sind relative Begriffe, und alle Deutungen fallen verschieden aus, je nach dem Standpunkte, von welchem aus sie betrachtet werden. Es muss deshalb festgestellt werden, ob der Carpus oder Tarsus sich verlangsamt oder der Metatarsus und Metacarpus sich accelerirt differenziren.

Zunächst will ich die erste Eventualität in Erwägung ziehen. Der Carpus und Tarsus setzten sich bekanntlich zusammen aus Skeletstücken, welche alle eine mehr oder weniger kurze Form zeigen. Bei ihrer Anlage besitzen sie alle eine rundliche Gestalt und ändern dieselbe nur unter dem correlativen gegenseitigen Drucke zu einer mehr eckigen Konfiguration um. Zieht man in Betracht, dass eine solche Form, wie sie viele Carpalia und Tarsalia ständig beibehalten, auch die ursprüngliche Ausgangsform für alle, selbst die langen Skeletstücke der ganzen Extremität ist, so muss ohne weiteres zugegeben werden, dass Carpus und Tarsus der ursprünglichste Abschnitt des ganzen Extremitätenskelets ist und selbst bei dem sonst hochentwickelten Menschen noch eine Gliederung verräth, wie sie bei einigen Kaltblütern vorkommt, speciell aber für die Flossengliedmaasse sowohl der Cetaceen als auch der übrigen Kiemenathmer typisch ist (S. 60, S. 121). Irgend welche Anhaltspunkte dafür, dass die kanonischen in ihrer Form wenig variablen Carpalia und Tarsalia regressive Tendenzen verrathen, konnte ich auch nicht nachweisen. Beim Fehlen irgend sonstiger Anhaltspunkte bleibt mir auch nichts anderes übrig als einzustimmen in die, so weit mir bekannt ist, von Niemandem wiedersprochenen Ansicht, dass Carpus und Tarsus in ihren konstanten Elementen sehr konservative, wenig durch die Phylogenese abgeänderte Skeletstücke enthalten.

Die Erkenntniss der Ursprünglichkeit eines Organes bringt auch ganz von selbst mit sich die weitere Annahme, dass die zeitliche Entfaltung desselben Organes auch eine ursprüngliche, oder wie man sich auch ausdrücken kann, eine orthochrone ist. Diese Annahme wird durch

[1]) Parker, 1892, Fig. 254—256, 258.

die Befunde bei allen Vertebraten bestätigt. Alle von mir untersuchten Formen, welche das zu einer solchen Entscheidung günstige Stadium aufwiesen, liessen mir keinen Zweifel darüber, dass auch bei den höheren Vertebraten, ebenso wie bei Emys und Struthio, die Centrirung von Carpalia und Tarsalia sich sehr rasch an die knorplige Differenzirung von Ulna und Radius anschliesst. Ein principieller zeitlicher Unterschied in der Genese von Carpus und Tarsus einerseits und Vorderarm- und Vorderbeinknorpel andererseits besteht bei keinen bisher untersuchten Vertebraten.

Anders verhält es sich jedoch mit der Differenzirung von Knorpel in Metacarpus und Metatarsus. Bei Emys differenziren sich dieselben nach dem Carpus und Tarsus. Bei Struthio tritt ihre histologische Differenzirung vorzeitiger ein.

Angaben, welche Parker gemacht hat, lassen vermuthen, dass diese Accelerationstendenz bei Apteryx noch prononcirter ist wie bei Struthio.

Noch mehr abgeändert ist die Aufeinanderfolge bei Tritonen. Nach den Untersuchungen von Strasser treten bei denselben zuerst Metacarpus II und I auf, sehr bald nahezu gleichzeitig bildet sich auch das Carpale II hervor und es folgen die anderen kanonischen Carpalia nach.

Unter den Säugethieren sind Differenzen unverkennbar. Beim Kaninchen ist der zeitliche Unterschied zwischen der Hervorbildung beider Abschnitte sehr gering. Ich vermag schon bei der ersten Differenzirung von knorpligen Metacarpalien deutliche Centrirungen der Carpalia zu erkennen (Fig. 74). Hingegen ist mir solches unmöglich bei Katzenembryonen aus gleichen Stadien (Fig. 69, 70). Eine durchgehende Regel ist die vorzeitige, der nachweisbaren Anlage von Carpalien und Tarsalien vorangehende Differenzirung von Metacarpus und Metatarsus bei den Vögeln, wie solches nicht nur von mir in Fig. 75 und 76 abgebildet worden ist, sondern auch Gegenbaur, Baur, Alice Johnson und Elisa Norsa (S. 47) beschrieben haben.

Carpus und Tarsus sind, wie ich eben gezeigt habe, exquisit konservative, im Allgemeinen unabgeänderte Abschnitte. Es steht daher dem auch nichts im Wege, wenn man annimmt, dass sie sich auch in ihrer Ontogenese ursprünglich verhalten und sich auch folgerecht orthochron entfalten. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, entfalten sich die früher in Erscheinung tretenden Metacarpalien und Metatarsalien accelerirt. Zieht man in Berücksichtigung, dass Metacarpus und Metatarsus ausgesprochen progrediente Abschnitte sind, so muss auch zugegeben werden, dass zwischen phyletischer Progredienz und ontogenetischer Beschleunigung der Entfaltung ein korrelativer Zusammenhang besteht.

Bei progredienten Organen ist nicht nur die oben

allein berücksichtigte Differenzirung von Knorpel beschleunigt, sondern auch der Ossifikationsvorgang tritt frühzeitiger ein, wie bei den anderen.

Die Metacarpen verknöchern beim Menschen nach den Angaben von Schwegel in ihrer Diaphyse schon im vierten Monate. Der konservative Carpus hingegen ist nach den Berichten von Rambaud und Renault noch zur Zeit der Geburt knorplig: „A la naissance le carpe est entièrement cartilagineux.“

Das gleiche Gesetz gilt auch für den Fuss. Der progressive Metatarsalabschnitt ossificirt früher als der Tarsus: „L'ossification débute au pied par les metatarsiens; elle commence vers quarante à quarante cinq jours (Fig. 3 et 4 pl. XXII).“ [1]) „Le tarse s'ossifie tardivement, quoique ses os soient bien limité dès trente cinq jours; il reste cartilagineux jusqu'au quatrieme mois.“ [2])

Auch unter den Tarsalien unter einander bestehen zeitliche Unterschiede in ihren Entfaltungen. Die progressiven unter ihnen entfalten sich rascher als die konservativeren Genossen.

Lazarus hat neuerdings durch Vergleichung festgestellt, dass die Tarsallänge schon unter den Anthropoiden eine progressive Entwickelung zeigt und zwar insbesondere beim Gorilla die stärkste Längenausbildung erreicht. Dieselbe erfährt in der Ontogenese des Menschen eine weitere Zunahme: „Die relative Länge des Tarsus steht beim menschlichen Embryo bis zum siebenten Monate auf gleicher Stufe mit dem Gorillatypus, von da ab wächst der menschliche Tarsus stärker in die Länge, erhebt sich über die ursprüngliche Stufe und erreicht endlich beim $4^1/_2$ jährigen Knaben die höchste Länge, die schon weiterhin keiner eingreifenden Veränderung unterliegt.“ [3])

Auch die Menschenracen zeigen verschiedene Grade von Entfaltung des Tarsus. Beim Japaner und Peruaner ist der Tarsus kürzer gefunden, wie beim Europäer. [4])

Unter den Tarsalien des Menschen und der Anthropoiden erfahren Calcaneus und Talus in der Ontogenese die grösste Längenausbildung. Es dürfte wohl kein zufälliges Zusammentreffen sein, sondern nur auf der oben angedeuteten Korrelation beruhen, dass gerade diese am meisten progressiven Tarsalia auch die rascheste histologische Differenzirung besitzen und früher verknöchern als die konservativeren unter ihnen. In der Reihenfolge der Verknöcherungen nimmt das am meisten entwickelte Tarsuselement auch die erste Stelle ein: „Le premier point d'ossification parait dans le calcaneum à quatre mois et demi.“ [5]) Un mois

[1]) Rambaud et Renault 1864 S. 239.
[2]) l. c. S. 236.
[3]) Lazarus 1896 S. 125.
[4]) Lazarus 1896. l. c. S. 124 Anmerkung 1.
[5]) Rambaud et Renault 1864 S. 236.

après, vers six mois, il se développe un point osseux dans l'astragale au centre du cartilage." „Jusqu'au neuf mois rien de plus a signaler." [1]) Nach den Angaben von Kölliker verknöchert das Cuboideum bisweilen auch im siebenten Monate.

Vorstehende Citate ergeben, dass auch in Bezug auf die Differenzirung von Knochen die gleichen zeitlichen Unterschiede zwischen progredienten und konservativen Elementen bestehen, wie sie in genau analoger Weise für die gewebliche vorknorplige Centrirung und für den Eintritt der Knorpelbildung Geltung hat. Es handelt sich also nicht bloss um specielle Verschiedenheiten einzelner Ausbildungsphasen, sondern um eine gleichmässige Tendenz des ganzen Entfaltungsprocesses selbst, in allen seinen Einzelheiten. Speciell aus der Beachtung aller obigen Fälle ergiebt sich nachstehende Folgerung: Die phyletisch progrediente Entwickelung eines Skeletstückes hängt zusammen mit einer Acceleration der histologischen Entfaltung seiner homologen Nachkommenorgane.

Der Nachweis einer Beschleunigung bei der Entfaltung progredienter Einrichtungen gewährt auch die Möglichkeit, die so häufig auftretende Erscheinung von sogenannter Konnascenz, auf ihre ursächlichen Gründe zurückzuführen.

Es ist bekannt, dass manche Skeletstücke, die sich bei niederen Thieren noch isolirt „anlegen", bei den höheren Formen, schon in denjenigen Stadien, in welchen man zuerst Knorpelintercellularsubstanz nachzuweisen im Stande ist, bereits als einheitlicher Knorpel in Erscheinung treten, oder wie die Autoren sich auszudrücken pflegen „einheitlich" oder „konnascent" angelegt werden. Ein sehr schönes Beispiel hierfür giebt das Hamatum des Amnioten. Nach der Entdeckung von E. Rosenberg werden Carpale 4 und 5 bei Emys noch als vollkommen selbstständige Knorpel angelegt. [2]) Beim Menschen jedoch tritt nach den Angaben desselben Beobachters und nach Lebouco

---

[1]) l. c. S. 237.

[2]) Von den meisten Autoren wird die Konnascenz identificirt mit einer Verkürzung des Ausbildungsprocesses. Diese Autoren scheinen durch eine solche Bezeichnung andeuten zu wollen, dass die Ontogenese ein abgekürztes Verfahren einschlägt, und dass in Folge dessen das betreffende Organ sich gleich von Anfang an in derjenigen Verfassung anlegt, welche für den ausgewachsenen Zustand typisch ist. Ganz abgesehen, dass eine solche Zweckmässigkeitsdeutung gar keine wissenschaftliche Erklärung ist, ist sie auch schon aus dem einen Grunde falsch, weil konnascente und nicht konnascente Skeletstücke sich gleichzeitig oder was entschieden häufiger ist, auch frühzeitiger differenziren als die letzteren. Die Zeitspanne zwischen Anlage und definitivem Zustande ist in beiden Fällen zum mindesten eine gleiche oder bei den konnascenten sogar eine etwas beträchtlichere. Von einer Abkürzung der Entfaltung kann daher bei den konnascenten Organen gar nicht die Rede sein.

das homologe Compositum, welches Hamatum genannt wird, gleich von vorne herein als ein einheitlicher Knorpel auf.

Eine Aufklärung über das Wesen der Konnascenz liefert die Ontogenese der Carpalia in der Vogelhand. Alexander Rosenberg fand, dass in dem von ihm untersuchten Stadium II und III beim Hühnchen Carpale 1 und 2 „konnascent" waren. Er berichtet hierüber Folgendes: „was das Carpale 1 und 2 betrifft so bildet dasselbe, von vorne herein als einheitliche Anlage auftretend" .... [1])

Elisa Norsa, welche bei ihren Untersuchungen auch die vorknorpligen Centrirungen mit beachtet hat, kommt zu einem anderen Resultate. Sie giebt an, dass sowohl Carpale III (entspricht dem Carpale 2 Rosenberg's) [2]) und Carpale II (entspricht dem Carpale 1 Rosenberg's) [2]) im vorknorpligen Stadium ein jedes für sich als selbstständige Differenzirungscentren auftreten, welche sich erst später vereinigen und erst im Knorpelstadium ein einheitliches Stück bilden.[3])

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die knorplige Konnascenz von Carpale 2 und 3 nur eine Folge ist von einer bereits im Vorknorpelstadium eingetretenen Verschmelzung. Diese Erkenntniss lautet bei einer Verallgemeinerung folgendermaassen: Die knorplige Konnascenz von Skeletstücken lässt sich zurückführen auf eine vorzeitige Verschmelzung ihrer vorknorpligen Anlagen.

Die Konnascenz ist ebenso wie ihre Ursache, die Acceleration der Entfaltung, nur eine ganz palingenetische Erscheinung (S. 106) und kommt bei den konservativeren niederen Formen seltener vor als bei den höheren abgeänderten Organen. Ein sehr schönes Belegstück hierfür liefert die Ontogenese des Beckengürtels bei Emys.

Es ist bekannt, dass die Symphysenbildung beider Extremitätengürtel eine phyletisch erst sehr späte Einrichtung ist. Bei den im Wasser Lebenden ist ein derartiges medianes Zusammentreffen eine sehr seltene Erscheinung. Sie tritt erst auf mit dem Landleben, wenn den Flossen die neue Stützfunktion übertragen wird und ist nur der Ausdruck für die Stabilisirungsverankerung der Extremitätengürtel (Wiedersheim 1892). Die Symphysenbildung ist eine recente in der bisherigen Phylogenese einzelner Formen progrediente Erscheinung.

Insbesondere in der Klasse der Reptilien [4]) und speciell auch bei Landschildkröten nimmt die Symphysenbildung excessive Maasse an

---

[1]) Al. Rosenberg 1873. S. 144.

[2]) Die verschiedene Bezeichnung bei beiden Autoren ist eine Folge der verschiedenen Homologisirung des Mittelstrahles. Al. Rosenberg sah in ihm noch den zweiten Strahl. Nach den Ergebnissen von Elisa Norsa und meinen Befunden kann es sich in ihm nur um den dritten Finger handeln. S. 33.

[3]) Elisa Norsa 1894. S. 6.

[4]) E. Mehnert 1891a.

und führt zur Entstehung eines mächtigen Epipubis und Hypoischium.[1]) Bei Emys manifestirt sich diese specielle phyletische Progredienz der Symphysenbildung auch in einer specifisch vorzeitigen Etablirung der Symphyse in der Ontogenese dieser Formen. In einer früheren Arbeit gelang mir der Nachweis, dass bei Emys schon bei Beginn der Verknorpelung auch beide Beckengürtelhälften bereits ein untrennbares Kontinuum bildeten. Von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet, darf man die mediane knorplige Konnascenz des Landschildkrötenbeckens zurückführen auf eine, durch die phyletische Progredienz dieser Einrichtung herbeigeführte Acceleration der Entfaltung.

Nachdem ich im vorstehenden Kapitel die Differenzen besprochen habe, die in der Genese der einzelnen Querreihen bei den verschiedenen Species vorkommen, wende ich mich jetzt zu einer Beurtheilung der Unterschiede, die bei der Entfaltung der Längsreihen vorwalten. Speciell musste einer Entscheidung unterliegen, ob die Ontogenesen der Längsstrahlen bei den höheren Vertebraten Thatsachen in die Hand geben, welche es gestatten unter ihnen einen besonders qualificirten Hauptstrahl von anderweitigen Nebenstrahlen zu unterscheiden. Ich wende mich daher im nächsten Abschnitte zuvor zu einer Besprechung aller Theorien, welche eine derartige Unterscheidung der Extremitätenstrahlen lehren.

Die Retardation der Entfaltung.

Seitdem Gegenbaur[2]) durch vergleichende Untersuchungen den Nachweis geliefert hatte, dass die Extremitätenform der Landlebenden auf eine biseriale Flosse zurückgeführt werden kann, ist die Frage nicht verstummt, welcher Finger wohl bei den höheren Vertebraten die Stammreihe repräsentirt, und welche als Radien diesem Hauptstamme beigefügt seien. Diese Entscheidung ist verschieden ausgefallen. Gegenbaur[2]) selbst zeigt in seiner Archipterygiumtheorie, dass die Hauptachse durch den Radius, Radiale, Carpale I und den ersten Finger geht. Die vier übrigen Finger sind Nebenstrahlen. Das Pisiforme repräsentirt einen fünften rudimentären Strahl.

Goette verlegt den Hauptstrahl bei den Amphibien durch die Fibula, Intermedium, Centrale und zweite Zehe.[3]) Dieser Deutung hat sich auch Wiedersheim[4]) in seinem Lehrbuche angeschlossen.

Eine dritte Deutung ist von Lebouco[5]) versucht worden. Es

[1]) E. Mehnert 1890.
[2]) Gegenbaur, K. 1870b. Taf. XIII. S. 332—349.
[3]) Goette 1879. Taf. V. Fig. 46—48, S. 36—42.
[4]) Wiedersheim 1882. Bd. I, Fig. 134.
[5]) Lebouco 1889. Archives de Biologie. Tome IX.

handelt sich gewissermaassen um eine Art von Kompromiss zwischen den vorigen Hypothesen. Lebouco lässt eine Achse ebenso wie Goette durch die Ulna verlaufen, die andere durch den Radius. Die Hauptachse verläuft durch die Ulna, Basis des Pisiforme, das Intermedium, Carpale distale I und verläuft weiterhin, entsprechend Gegenbaur's Hypothese, in den ersten Finger aus. Kükenthal [1]) hat sich nach Untersuchungen an Cetaceenhänden für diese Hypothese ausgesprochen.

Es ist schon frühzeitig erkannt worden, dass die Entscheidung, welcher Finger der Hand den Hauptstrahl liefert, nur auf dem Wege der Ontogenese erbracht werden kann. Die Formverhältnisse und die Zusammensetzung ausgewachsener Extremitäten bieten so unsichere, wenig prägnante Anhaltspunkte, dass einer subjektiven Deutung ein gar weiter Spielraum offen steht.

Es wäre daher zu erwarten, dass auch in der Ontogenese der Hauptstrahl oder die Stammreihe sich früher anlegen oder in seiner Entfaltung in irgend einer Weise von den Nebenstrahlen unterscheiden werde.

Bei den nicht reducirten Gliedmaassen treten die vorknorpligen Anlagen für alle Finger nahezu gleichzeitig oder jedenfalls in so geringen Zeitintervallen auf, dass letztere wohl kaum genügend sein dürften, einen Strahl als besonders in dieser Hinsicht ausgezeichnet zu charakterisiren. Die bisherigen Autoren gingen daher bei ihrer Beurtheilung erst vom nächsten Stadium der Knorpeldifferenzirung aus, welches in schärferer, mehr markanter Weise zur Wahrnehmung gelangt. Zur Entscheidung, welcher Strahl in seiner Entfaltung prävalirt, kann es auch nur ganz gleichgültig sein, ob man von der Vorknorpel- oder Knorpeldifferenzirung ausgeht; es kommt eben lediglich auf etwaige Differenzen der Entfaltung an.

In nachfolgender tabellarischer Uebersicht habe ich für einzelne Thiergruppen und Species alle diejenigen Strahlen eingetragen, in denen sich zuerst Knorpelcentra ausbilden. Der erste Knorpel, welcher sich in einem Strahle zu differenziren pflegt, ist der Metacarpus und Metatarsus. In der Uebersicht beziehen sich daher auch die Notizen auf die Hervorbildung der letzteren Abschnitte. Die Zahl deutet den Fingerstrahl an, wobei ich von der Radial- resp. Tibialseite ausgehe.

---

[1]) Kükenthal 1889. S. 65, 66, Fig. 65, 68.

5 Strahlen		4 Strahlen	3 Strahlen		2 Strahlen			1 Strahl	
Emys	Säuger nicht reducirt	Cavia Hand	Cavia Fuss	Carinaten Fuss	Artiodactylen	Struthio Fuss	Anuren	Urodelen	Carinaten Flügel
1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	2. 3. 4. 5.	2. 3. 4.	2. 3. 4.	3. 4.	3. 4.	4. 5.	(1.) 2.	3.

Aus vorstehender Uebersicht erhellt zunächst, dass die Zahl der Finger, welche gleichzeitig verknorpeln, unter den Vertebraten eine durchaus verschiedene ist und zwischen 1 und 5 schwankt. Bei den nicht reducirten pentadaktylen Extremitäten verknorpeln alle fünf Finger gleichzeitig.[1]) Ein sich hierbei besonders entfaltender Strahl tritt nicht entgegen. Bei der tetradaktylen Meerschweinchenhand finde ich vier, beim Fusse nur drei Knorpel. Die Zahl sinkt bei den reducirten Gliedmaassen von Struthio und der Artiodaktylen auf zwei. Eine gleiche Zahl erwähnt Goette bei Tritonen. Strasser allerdings betont, dass der zweite sich in manchen Fällen um ein geringes früher differenzirt, als der erste (S. 55).

Nur im Vogelflügel verknorpelt in der Regel ein einziger Strahl, allenfalls kann ihm auch noch an die Seite gestellt werden der zweite Strahl bei den Amphibien.

Sollte etwa der Mittelstrahl der Vogelhand und die zweite Zehe der Anurenhand den gesuchten Hauptstrahl repräsentiren?

An und für sich liesse sich gegen eine solche Deutung auch nichts einwenden, denn es ist wohl denkbar, dass bei einem Uebergange aus dem polyaktinoten Zustande in den pentadaktylen der Landthiere auch insofern Unterschiede eintraten, als in einer Gruppe der Reduktionsprocess mehr den einen, bei einer anderen den entgegengesetzten Rand betraf.

Bei einer solchen Ansicht würden die Extremitätengliedmaassen der Landlebenden einander nur inkomplet homolog sein und das allen derselben Gemeinsame wäre eben nur die numerische Uebereinstimmung der restirenden Strahlen.

Aus einem ganz anderen Grunde scheint mir die Deutung des Mittelfingers als Hauptstrahl zum mindesten unwahrscheinlich zu sein. Es müsste als sehr auffallend bezeichnet werden, wenn unter allen Gliedmaassen gerade der Vogelflügel noch die allerursprünglichste Ontogenese aufweisen würde, und alle anderen Gliedmaassen der Landlebenden, sowie auch aller Kiemenathmer in ihrer Entfaltung caenogenetisch abgeändert wären. Der Vogelflügel ist eine aus einer ontogene-

[1]) Auf geringe Differenzen werde ich erst in einer dem nächst erscheinenden anderen Arbeit eingehen.

tisch pentadaktylen Ausgangsform sich hervorbildende dreistrahlige Extremitätenform. Für gewöhnlich zeigen aber reducirte Extremitäten keineswegs ursprüngliche Ontogenien.

Auch gegen eine Bezeichnung des zweiten Strahles der Amphibienextremität als Hauptstrahl sind schwere Bedenken nicht ohne weiteres zu unterdrücken. Der zweite Strahl tritt nicht immer als erster auf. Nach der Ueberzeugung Goette's ist der Unterschied in der Genese zwischen dem ersten und zweiten Strahl so minimal,[1]) dass er sich zu der Behauptung bewogen fühlt, dass beide gleichzeitig entstünden. Auch die ganze Art und Weise der Knorpeldifferenzirung, insbesondere aber die accelerirte Entfaltung des Metacarpus und Metatarsus bekunden keineswegs primitive Verhältnisse, sondern verrathen einen einseitigen stark abgeänderten Typus (S. 57). Ausserdem gilt keineswegs für alle Amphibien die Regel, dass der zweite Strahl sich zuerst ausbildet. Goette[2]) selbst hat mitgetheilt, dass bei den Anuren gerade das Entgegengesetzte der Fall ist und sich bei ihnen zu allererst die ulnaren und fibularen Finger entfalten (S. 56). Bei Erwägungen aller dieser Eigenthümlichkeiten dürfte es wohl wenig Zustimmung erfahren, wenn man gerade dem zweiten Strahle die Rolle eines Hauptstrahles zuerkennt (Goette).

Vielmehr besitzen wir in der empirischen Erfahrung (S. 65—67), dass specifisch ausgebildete Organe sich accelerirter entfalten als minder entwickelte, sonst homodyname Skeletstücke einen Anhaltspunkt, welcher es uns auch erklären kann, weshalb der am höchsten entwickelte Strahl der Vogelhand und die unter der Belastung speciell ausgebildete Zehe des Tritonenfusses (S. 117, Fig. *N. R.*) sich auch accelerirter histologisch differenziren, als ihre Genossen.

Auch bei der sonst sich ziemlich ursprünglich ausbildenden vorderen Extremität der Landschildkröte lassen sich keinerlei Anhaltspunkte für eine Bestimmung des Hauptstrahls gewinnen. Der Mittelstrahl zeichnet sich keineswegs durch primitive Grösse aus. Alle drei mittleren Strahlenanlagen sind anfänglich gleich gross (Fig. 25). Die ursprüngliche Anordnung der Skeletknorpel bei der Emyshand lässt auch keinerlei durchgehende Längsreihen erkennen. Verlängert man die Achse des ersten Fingers proximalwärts, so geht dieselbe durch das Carpale I und Radiale in den Radius selbst über (Fig. F). Die Achse des fünften Fingers läuft in das Ulnare aus. Die Verlängerungslinie der Ulna weicht medial stark ab. Der Mittelfinger stützt sich auf das Intermedium. Die Richtungslinie des zweiten und vierten Fingers läuft nach aussen von je einem Centrale herab. Es dürfte

---

[1]) Goette hat diese Unterschiede als „nicht von Belang" bezeichnet. 1879 S. 44.

[2]) Goette 1879. S. 246.

daher sehr schwer sein, zu entscheiden, zu welcher Strahlengruppe die beiden Centralia gehören. Hingegen prävalirt in allen Stadien,

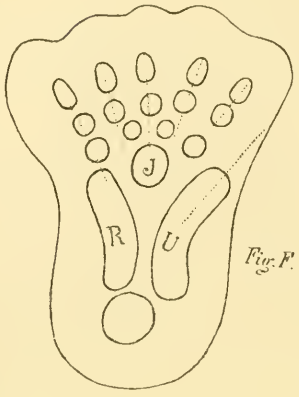


Fig. F.

selbst in den frühesten Perioden schon die Gliederung in Querreihen (S. 59, 60).

Nach Feststellung der Beobachtungen, dass einzelne Strahlen sich frühzeitig entfalten (Tabelle S. 72), erübrigt noch zu bestimmen, in welcher Reihenfolge die anderen Finger nachfolgen. Zu diesem Zwecke habe ich nachfolgende Uebersicht zusammengestellt:

	Emys	Säuger	Cavia Hand	Cavia Fuss	Carinaten Fuss	Artiodactylen Fuss	Strauss Fuss	Carinaten Flügel	
Finger welche zuerst verknorpeln	1. 2. 3. 4. 5.	1. 2. 3. 4. 5.	2. 3. 4. 5.	2. 3. 4.	2. 3. 4.	3. 4.	3. 4.	3.	Bleibende Finger
Finger welche später verknorpeln	—	—	—	—	1.	2. 5.	2. 5.	2. 4.	Regrediente Finger.
Finger welche vorknorplig bleiben	—	—	1.	1. 5.	5.	1.	1.	1. 5.	

Zieht man die in der ersten Querreihe bezeichneten Finger in einen Vergleich zum ausgewachsenen Zustande, so ergiebt sich, dass schon auf dieser Primaerstufe der Verknorpelung der Strahlenabschnitte alle ausgebildeten Finger vorhanden sind. Daraus folgt, dass unter den bleibenden Fingern die nicht rudimentären zuerst verknorpeln.

Die der zweiten Querreihe angehörigen Strahlen entfalten sich zwar bei den Embryonen zu Knorpel; manche unter ihnen verknöchern

sogar in ihren proximalen Komponenten (Nebenzehen des Schweines, Nebenfinger des Flügels, Metacarpus II des Straussenfusses), sie gehören jedoch alle zu einer Gruppe von rudimentären, bisweilen bis zum gänzlichen Schwunde rudimentären Skeletstücken (Metatarsus V des Strausses). Die rudimentären Strahlen entfalten sich später als die konservativen oder progressiven. Zieht man hierbei noch besonders in Betracht, dass die vorknorpligen Anlagen aller Finger meist nur in relativ kurz bemessenen Intervallen aufzutreten pflegen,[4]) beim Strausse sogar nahezu gleichzeitig erfolgen (Fig. 50), so muss zugegeben werden, dass die grossen Zeitdifferenzen in der Verknorpelung der Strahlen nur Ausdruck sind für einen sehr verlangsamten Verlauf der Entfaltung, der nur sehr spät, in manchen Fällen erst gegen Ende der Embryonalperiode, zu dem Auftreten von Knorpelgewebe führt. Man darf daher sagen, die rudimentären oder überhaupt regressiven Fingerstrahlen zeigen eine ausgesprochene Verlangsamung ihrer histologischen Differencirung.

Eine Retardation der Entfaltung kommt auch in allen anderen Skeletabschnitten vor und ist überhaupt ein typisches Kennzeichen für die Ontogenese aller rückgängigen Organe.

Das Pisiforme, welches von allen Autoren als Ueberrest eines ulnaren Randstrahles gedeutet wird, legt sich sowohl bei Emys (S. 20, Ulnare externum), als auch nach den Angaben von E. Rosenberg [1]) beim Menschen etwas später an als die übrigen Carpalia.

Das Gleiche gilt auch für beide Centralia, sowohl carpi als auch tarsi der Landschildkröte (S. 18. S. 19) und nach E. Rosenberg [2]) auch für das Centrale des Menschen.

Uebereinstimmende Befunde hat W. Kükenthal [3]) bei einem 4 cm langen Krokodil gesehen. Der Carpus war noch nicht durchweg knorpelig differenzirt, speciell das breite, dem Radiale aufliegende, als Centrale bezeichnete Carpalstück ist noch eine einheitliche Bindegewebsmasse, in der erst Spuren von Knorpel an drei Stellen wahrnehmbar sind.“ [3])

Auch das Radiale externum der Schildkröte zeigt die gleiche Tendenz in seiner Entfaltung. Dasselbe ist nach der Deutung von E. Rosenberg [4]) ein „radiales Radienelement“ und ist nach Erfahrungen desselben Untersuchers erst im „Beginn der Differenzirung“, [5]) wenn alle anderen Carpalia bereits aus Knorpel bestehen. Ein analoges Skeletstück, welches von Elisa Norsa als Radiale bezeichnet wird, be-

[1]) E. Rosenberg 1876. S. 175.
[2]) E. Rosenberg 1876. S. 175.
[3]) W. Kükenthal 1892. S. 44.
[4]) E. Rosenberg 1891. S. 18.
[5]) E. Rosenberg 1891. S. 18.

steht beim Hühnchen noch am neunten Tage aus einer: „masse cunéiforme de cellules mesodermiques". [1])

Ein sehr exquisites Beispiel der Coincidenz von Retardation und Rudimentärwerden bietet das Intermedium in der Reihe der Vertebraten.

Bei Emys ist das Intermedium sehr gross, es ist ein selbstständiger Knorpel (S. 15), welcher auch selbstständig ossificirt. (Taf. I Fig. 18). Das Intermedium und das Intermediotibiale legen sich bei Emys früher an als Carpus und Tarsus (S. 15, 62).

Das Intermedium des Strausses ist hingegen in allen Fällen, in denen es überhaupt noch zur Entfaltung gelangt, als durchaus winzig zu bezeichnen (Fig. 66). Es ist mir nicht gelungen, für dasselbe beim Strausse eine eigene Ossifikation zu finden. Seine Kleinheit, Inkonstanz und der Mangel eines Ossifikationskernes deuten an, dass dieses Intermedium bereits regressive Bahnen eingeschlagen hat. Bei allen noch jungen Straussenembryonen war ich nicht in der Lage, dasselbe nachzuweisen (S. 33). Erst in der zweiten Hälfte der Embryonalperiode, wenn alle Carpalien schon aus ganz fertigem Knorpel bestehen, tritt das Intermedium in Erscheinung als ein aus ganz embryonalem Knorpelgewebe bestehendes Skeletstück (S. 33 Fig. 66).

Der intertarsale Sesamknorpel des Strausses entfaltet sich gleichfalls erst in sehr später Embryonalzeit (S. 26, 27).

Die sehr umfangreichen, neuerdings von G. Thilenius publicirten Untersuchungen haben meine schon vor sechs Jahren aufgestellte Behauptung [2]) glänzend bestätigt, dass auch alle rudimentären Stücke menschlicher Extremitäten sich retardirt entfalten. Thilenius giebt an, dass alle bei Embryonen noch zahlreich vorkommenden Sesamknorpel und die überaus grosse Zahl der inkonstanten Carpalia in der vorderen Extremität des Menschen sich ausnahmslos später anlegen als die kanonischen Elemente. [3])

Das allertypischste Beispiel für die Retardation eines ganzen Organes bietet die späte Anlage und exquisit langsame histologische Ausbildung des Weisheitszahnes. (Näheres S. 96, 97).

Nicht nur einzelne Organe für sich, sondern auch grosse Organkomplexe in allen ihren Einzelkomponenten können sich retardirt entfalten, wie die Genese des Straussenflügels lehrte (S. 39, 40). Bei allen Vertebraten entfalten sich die vorderen Extremitäten rascher und bilden sich früher aus als die hinteren Gliedmaassen. Bei Ratiten waltet das umgekehrte Verhältniss vor. Der Flügel folgt gleich von Anfang an sowohl in Bezug auf das Grössenwachsthum als

---

[1]) E. Norsa 1894. S. 7.

[2]) E. Mehnert 1891. Keimblätter S. 473.

[3]) G. Thilenius 1895. 1896a. S. 531.

auch in Bezug auf seine histologische Differenzirung der hinteren Gliedmaasse nach. Es ist sogar unverkennbar, dass zwischen dem Grade des Reduktionsprozesses und dem Grade der Retardation eine gewisse Proportionalität herrscht. Der Straussenflügel besitzt im definitiven Zustande noch drei deutliche, in ihren einzelnen Komponenten nachweissbare Strahlen. Er ist aus einer pentadaktylen Form entsprossen (Fig. 60), muss daher als eine entschieden reducirte Form aufgefasst werden. Bei Apteryx ist dieser Reduktionsprozess noch unvergleichlich weiter geschritten; mit Ausnahme ganz unbedeutender Reste ist nur noch ein einziger Finger, und zwar der Mittelstrahl, zurückgeblieben. Genau analog verhält sich auch die ontogenetische Entfaltung. Beim wenig reducirten Straussenflügel ist die Differenz zwischen vorderer und hinterer Extremität in allen sechs Stadien eine sehr prägnante gleich grosse (S. 39 Tabelle), jedoch nur als eine mässige zu bezeichnen, denn der ganze Unterschied zwischen beiden Gliedmaassen besteht jeweilig etwa nur in einer Etappe der Skeletogenese. Unterfuss und Oberarm, Tarsus und Unterarm, Metatarsus und Carpus, erste Fussphalanx und Metacarpus u. s. w. differenziren sich etwa gleichzeitig.

Ganz anders ist aber die Intensität der Retardation beim bedeutend reducirteren Apteryxflügel. Schon bei der ersten Anlage der Extremitätenknospen ist der Unterschied ein sehr in die Augen fallender. Die hintere Extremität bildet einen breiten, schön gewölbten Hügel, der Flügel ist nur eine ganz winzige Prominenz (S. 29). Der Fuss erreicht bald höhere Grade der Ausbildung, der Flügel hingegen zeigt bei demselben Träger in jeder Hinsicht eine noch unvergleichlich geringere Entfaltung (S. 37). Die Ontogenien des Straussen- und Apteryxflügels lehren, dass zwischen dem Grade der phyletischen Reduktion und dem Grade der Entfaltungsenergie bei den Nachkommen derselben Proportionalität besteht.

Das interessanteste Beispiel von Retardation eines Skeletabschnittes lehrt die Entfaltung des Wadenbeines beim Schafe. Es ist bekannt, dass die Fibula der Wiederkäuer bereits hohe Grade von Rückbildung erreicht hat. Das obere Endstück fehlt meist und ist nur noch in seltenen Fällen vorhanden. Die Diaphyse schwindet mehr oder weniger vollständig und wird nur noch bei jugendlichen Thieren durch das Ligamentum fibulare repräsentirt. Dagegen ist das untere Endstück des Wadenbeines als ein die ganze Lebenszeit von dem unteren Ende des Unterschenkelbeines getrennt bleibender kleiner viereckiger Knochen, das kronenförmige Bein (Schwab), Kronenbein (Müller) vorhanden.“ [1])

Bereits die Untersuchungen von C. Bruch [2]) hatten festgestellt,

[1]) Leisering etc. 1890. S. 206.

[2]) C. Bruch 1863. S. 140.

dass die Fibula des Schafes sich als ein kontinuirliches Gebilde anlegt, und dass beim erwachsenen Thiere das Fehlen des proximalen Endes und der Diaphyse erst sekundär zu Stande kommt. Die allerausführlichsten Angaben über die Ontogenese der Fibula hat erst Alexander Rosenberg gemacht. Er berichtet Folgendes: „Der Beginn der Differenzirung der Fibula, deren proximaler Theil langsamer sich entwickelt und erst im Stadium V die Tibia erreicht, fällt ins Stadium I. Die Fibula ist .... in ihrem distalen Antheil am stärksten ausgebildet.“ [1])

Die Entfaltung der Fibula des Schafes lehrt, dass der proximale, später einer Reduktion unterliegende Theil sich langsamer hervorbildet als der distale bleibende Abschnitt. Diese von dem gewöhnlichen Schema stark abweichende Ontogenese liefert einen unanfechtbaren Beweiss, dass selbst regressive Abschnitte von Skeletstücken einer Retardation unterliegen.

Es ist schon seit sehr langer Zeit bekannt, dass die Differenzirungen der ihrer äusseren Formerscheinung nach nicht wesentlich unterschiedenen Carpalia und Tarsalia bei den verschiedenen Species dennoch durch ganz besondere Eigenthümlichkeiten ihres Verlaufes ausgezeichnet sind. Es dürfte daher ein ganz specielles Interesse bieten, in einer tabellarischen Uebersicht die Verschiedenheiten der Ontogenien in der Reihe der Landlebenden vergleichend zu prüfen.

Umstehende Tabelle zeigt die ganze Manigfaltigkeit der Verknorpelungsfolge unter den verschiedenen Species. Ein in allen Theilen durchgeführter Typus findet sich in der Skeletogenese bei Luftathmern in keinem einzigen Falle.

Ein Verlauf, wie er noch im Allgemeinen als der gesetzmässigste angesehen werden muss, findet sich bei Emys repräsentirt in der regelmässig distalwärts fortschreitenden Folge der Verknorpelungsreihen (S. 15, S. 64). Ausnahmslos ist er nicht, denn zunächst die Centralia, dann aber das Pisiforme und ganz zuletzt das Radiale externum hinken nach. Den nächst unverfälschtesten Typus sehen wir bei Struthio. Jedoch unter anderen das Intermedium und der intertarsale Sesamknorpel rangiren in die Reihe retardirter Organisationen. In allen höheren Klassen wird der Gesammteindruck der Skeletogenese noch alterirt durch die Acceleration progressiver Abschnitte, wie insbesondere von Metacarpus und Metatarsus. Die ganze Scheckigkeit dieser Vorgänge wird aber in jeder Klasse und Species noch ins Einzelne vermehrt durch die für jede dieser Gruppen specifisch verschiedene Retardation der regressiven und rudimentären Gruppen und einzelnen Elemente derselben. Man kann sagen, dass im Allgemeinen die Verknorpelung bei nicht reducirten Gliedmaassen in Querreihen erfolgt, bei

[1]) A. Rosenberg 1873. S. 128.

Reihenfolge der Differenzirung	Triton, Hand	Triton, Fuss	Emys, Hand	Ratiten, Flügel	Carinaten Flügel *	Ratiten, Fuss	Carinaten Fuss	Homo, Hand **
1.	Carpale 1 + 2[1]) Basale commune STRASSER	Tarsale 1 + 2[1])	Intermedium[1]) (Intermedio tibiale)	Carpalia[1]) proximalia	Zwei Carpalia proximalia[1])	Tarsalia[1]) proximalia	Fibulare[1])	Carpale 4 + 5[1]) Ulnare
2.	Beide radialen Carpalsäulen[2])	Mittlere Tarsalsäule[2])	Radiale, Ulnare	Carpalia distalia	„Pisiforme“[2])	Tarsalia distalia	Tarsalia distalia	Carpalia 1, 2, 3, Centrale
3.	Ulnare Carpalsäule[3])	Tibiale Tarsalsäule	Carpalia distalia	Intermedium[2])	Carpale III[3])	Intertarsaler[2]) Sesamknorpel	Tibiale	Radiale
4.		Fibulare Tarsalsäule[3])	Centralia,[2]) Pisiforme		Carpale II, IV + V[4])			Intermedium, Pisiforme
5.			Radiale externum[3])		„Centrale“[5])			Sesamknorpel. Accessorische Knorpel
	[1]) STRASSER 1879 S. 287. [2]) STRASSER 1879 S. 280. [3]) STRASSER ebendaselbst.	[1]) STRASSER 1879 S. 297. [2]) STRASSER 1879 S. 298. [3]) STRASSER 1879 S. 299.	[1])S.15,62. [2]) S. 18. [3]) S. 17.	[1]) S. 30. [2]) S. 33.	[1]) ELISA NORSA 1894 S. 4. [2]) ELISA NORSA 1894 S. 5. [3]) ELISA NORSA 1894 S. 6. [4]) ELISA NORSA 1894 S. 7. [5]) Am 9. Tage noch vorknorplig.	[1]) S. 24. [2]) S. 27.	[1]) BAUER 1882 S. 423.	[1]) E. ROSENBERG 1876, S. 175 u. f. [2]) G. THILENIUS 1895, S. 527, 531.

* ELISA NORSA nimmt bei der Darstellung ihrer Befunde nur sehr wenig Rücksicht auf die chronologische Reihenfolge der Entfaltungen. Insofern ich aus den allerdings nur wenig präcisen Ausdrücken „plus tard“, „très tôt“, „précocement“ mir Vorstellungen bilden konnte, ergab sich vorstehende Reihenfolge.

** Vorstehende Gruppirung bezieht sich auf jene histologische Entfaltungsstufe der Carpalelemente, welche EMIL ROSENBERG bei einem menschlichen Embryo konstatirt hatte. Morphologisches Jahrbuch Bd. I, S. 175—176. POIRIER erwähnt bei einer von HENNEGUY „präparirten Hand“ (1886, S. 63 Fig. 18) nur Carpale 3 und 4 als knorplig. Alle übrigen Carpalia „ne sont pas encore indiqués.“ (S. 63).

reducirten jedoch mehr der Eindruck von retardirten und accelerirten Längssäulen erweckt. Auch für die Differenzirung des Carpus und Tarsus berichten die Autoren über „Säulen". (Triton und Salamandra.)

Goette hat bekanntlich die Hypothese zu begründen gesucht, dass der Hauptstrahl der Extremität durch den radialen resp. tibialen Rand derselben verläuft. [1]) Eine solche Annahme findet etwa nur bei den Amphibien eine sehr unsichere Stütze (S. 72), denn auch bei diesen differenziren sich nicht kontinuirliche Längsstrahlen, sondern zuerst nur Strahlen-Endabschnitte, die anfänglich noch durch den sich später entfaltenden Carpus und Tarsus unterbrochen sind. Erst später durch die Differenzirung der letzteren Abschnitte werden zusammenhängende Strahlen gebildet.

Das direkte Gegentheil der Goette'schen Hypothese findet sich realisirt in der ontogenetischen Prävalenz der ulnaren und fibularen Finger bei Anuren, [2]) und des ulnaren resp. fibularen Randes im Carpus des Menschen und Tarsus der Carinaten.

E. Rosenberg fand in frühen Stadien der Handentfaltung Ulnare und die drei ulnaren Carpalien (Carpale 3 und Carpale 4 und 5) „relativ am weitesten in der Entwickelung vorgeschritten". [3]) Die beiden radialen Carpalien waren deutlich angelegt; das Radiale „erst aus einem dichten Gewebe bestehend". [4])

Ein ganz analoger Vorgang spielt sich beim Fusse des Hühnchens ab. Baur berichtet: „Am klarsten war die Trennung (scl. beider Tarsalreihen) im fibularen Abschnitt bemerkbar." [5]) Das Fibulare differenzirt sich nicht nur zuerst, [6]) sondern es verknorpelt auch zuerst. [7]) „Das Tibiale differenzirt sich später wie das Fibulare, und zwar beginnt die Verknorpelung an seinen äusseren „Abschnitten".

Bei den übrigen Vertebraten sind die Abweichungen noch grösser, und es lassen sich folgende fünf Gruppen unterscheiden je nach der Region, in welcher sich zuerst Carpal(Tarsal)elemente zu Knorpel differenziren.

---

[1]) A. Goette 1879. Insbesondere Fig. 46—48.
[2]) A. Goette 1878a. S. 246.
[3]) E. Rosenberg 1876. S. 175, 176.
[4]) E. Rosenberg l. c. S. 176.
[5]) G. Baur 1883. S. 423.
[6]) G. Baur l. c. S. 426.
[7]) G. Baur l. c. S. 425.

Proximaler Abschnitt	Distaler Abschnitt	Radial- (Tibial-) Seite	Mittlere Partie	Ulnar-(Fibular-) Seite
Emys beide Extremitäten. Struthio beide Extremitäten. Carinaten. (Zuerst Fibulare, später zweite Tarsalreihe) Baur.	Triton, Salamandra („Basale commune“) Strasser. Homo. (Carpale 3 u. 4) Poirier	Vordere Extremitäten von Tritonen und Salamandra. Goette, Strasser.	Mediale Tarsalsäule bei Triton. Strasser, 1877, S. 228.	Huhn, Fuss. (Fibulare), Baur Homo. (Carpale 3 und 4 + 5). E. Rosenberg.

Vorstehende Zusammenstellung zeigt, dass der Beginn des Verknorpelungsprocesses nicht strenge an eine bestimmte Region gebunden ist, sondern in einem jeden Abschnitte auftreten kann und entweder mehr das Centrum, bald die proximalen und distalen, bald mehr den medialen oder lateralen Randabschnitt betrifft. Diese grossen Differenzen beweisen wohl genügend, wie ungerechtfertigt es ist, wenn einzelne Ontogenien ohne jede Reservation als unbedingte Ahnenform hingestellt, und oft ein einzelnes Stadium einer einzigen spezifisch gefärbten Species sofort ins Phylogenetische übersetzt wurde.

Jedoch dürfen alle diese Variationen keineswegs als Kainogenese im Sinne der älteren Autoren oder als Fälschungen der Ontogenien bezeichnet werden. Alle Variationen der Ontogenien sind zeitliche Variationen. Sie sind alle ein unmittelbarer gesetzmässiger Ausfluss der Phylogenese einer jeden Einzelform, insofern als eine jede embryonale Retardation oder Acceleration eine direkte Folge phyletischer Regressivität oder Progressivität ist. (S. 77.)

Speciell die in ihrer Entfaltung retardirten Skeletstücke sind Elemente, die in der Stammes-Phylogenese ihre Rolle ausgespielt haben und in der individuellen Phylogenie nur noch auftauchen in Folge von Vererbung und sich auf diese Weise durch die Reihe der Generationen hindurchschleppen (S. 121). In der Jetztzeit hat der Reduktionsprocess folgende Gruppen von Extremitätenskeletstücken ergriffen:

I. Unterarm und Unterschenkel: Fibula. Ulnare antebrachii und Intermedium antebr. (Thilenius); Os Daubentonii u. Camperi (Kohlbrügge).

II. Carpus und Tarsus: Intertarsaler Sesamknorpel beim Strausse. Intermedium des Strausses (Mehnert). Intermedium der Carinaten (Elisa Norsa). Centralia der Anuren (R. Wiedersheim, G. Baur). Centrale des Menschen (E. Rosenberg, Henke und Reyher, Leboucq. Thilenius). Centralia carpi von Emys (E. Rosenberg, Mehnert). Centralia tarsi von Emys (Mehnert). Centralia des Kro-

kodils (W. Kükenthal). Centralia der Cetaceen (Lebouco, W. Kükenthal). Carpalia der Vögel (Gegenbaur, A. Rosenberg, Elisa Norsa, Mehnert). Tarsalia der Vögel (Gegenbaur. G. Baur, Alice Johnson, Mehnert). Accessorische Elemente des menschlichen Tarsus: Trigonum (Bardeleben). Os sustentaculi, Calcaneus secundarius, Tibiale externum, Cuneiforme I bip., Peroneum, Intertarsale, Vesalianum (Gruber Pfitzner). Accessorische Elemente des menschlichen Carpus: Naviculare bipartitum, Epilunatum, Hypolunatum, Epipyramis, Paratrapezium, Praetrapezium, Trapezoides bipartitum, Trapezoides secundarium, Styloid, Metastyloid, Parastyloid. Capitatum secundarium, Os Gruberi (W. Pfitzner), Centrale I—IV, Carpo-metacarpale II—III (G. Thilenius).

III. Rudimentäre Randstrahlen. Pisiforme (Gegenbaur). Pisiforme bei Emys (Mehnert). Pisiforme secundarium, Os hamuli proprium (W. Pfitzner). Radiale externum des Menschen (Henke u. Reyher, Pfitzner). Radiale externum bei Säugethieren (Bardeleben). Radiale externum bei Amphibien (Emery). Radiale externum bei der Landschildkröte (E. Rosenberg, Mehnert).

IV. Rudimentäre Randfinger (I. und V. Strahl): Schwinden am Flügel und Fuss sowohl bei Ratiten als Carinaten.

V. Rudimentäre Nebenfinger (II. und IV. Strahl): Schwinden beim Flügel von Apteryx nahezu gänzlich. Erhalten sich bei den Extremitäten der Artiodaktylen meist nur in ihrem Metatarsus- und Metacarpusabschnitte. Persistiren nur im verkleinerten Maasstabe in den Nebenzehen bei Schweinen, Straussen, Rennthieren, Marsupialiern u. s. w.

Unterschiede zwischen regressiver und progressiver Skeletentfaltung.

Bei der Durchführung vorstehender Arbeit hatte ich genugsam Gelegenheit, oft in einem und demselben Schnitte retardirte regressive mit accelerirten progressiven Skeletstücken vergleichen zu können. Ich bin daher in der Lage gewesen, die differenziellen Unterschiede für beide Entfaltungsarten zu präcisiren, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe.

Schon bei der ersten nachweisbaren Differenzirung bestehen Unterschiede. Bei der pentadaktylen Hand der Schildkröte sind die beiden Randstrahlen nur um ein Geringes kleiner als die Mittelfinger, und bei der Katzenhand sind vier Finger nahezu gleich gross. (Fig. 69.) Die regressiven Finger hingegen sind schon bei ihrer Anlage kleiner, oft nur halb so gross wie die bleibenden Finger (Fig. 60, 61, Straussenfuss; Fig. 71, Rind; Fig. 72, Schaf; Fig. 73, Schwein; Fig. 74; Kaninchen; Fig. 75, 76, Huhn).

Eine Retardation der Entfaltung wird schon in der ersten Phase

dadurch kund, dass die regressiven Elemente sich um ein geringes später gegen ihre Umgebung abgrenzen. Die bleibenden Finger können z. B. bereits scharf abgegrenzte Zellensäulen sein, indess die aus dem gleichen kleinzelligen Gewebe sich zusammensetzenden regressiven Randstrahlen noch sehr verschwommen in ihren Kontouren sind.

Ein jeder Fingerstrahl ist schon im Vorknorpelstadium von einem dichten Gefässnetze bienenkorbartig umsponnen (S. 86). Die Anlagen der rudimentären Nebenstrahlen entbehren eines gleichen Gefässnetzes nicht; jedoch ist dasselbe bedeutend weniger ausgeprägt. Die Capillarmaschen sind nicht so dicht. Die Gefässdurchschnitte sind winzig klein; kurz, die Vascularisation ist bei regressiven Strahlen entschieden weniger ausgebildet und geht schliesslich bei stärkeren Graden der Reduktion ganz zurück.

Das Längen- und Flächenwachsthum tritt bei den bleibenden Skeletstücken frühzeitiger ein und verläuft rascher. Ein minder energisches Wachsthum zeichnet sich auch durch charakteristische Unterschiede gegenüber dem rascheren Wachsthume aus. Bereits Strasser (1879) hat bewiesen, dass die ovalen Bisquit- und Klöppelfiguren der Knorpelkerne und die dunklen verdichteten Gewebsmassen auf mechanischem Wege durch den energischen Wachsthumsdruck erzeugt werden. Derartige eigenthümliche Bildungen finde ich jedoch unter meinen Präparaten nur in der Ontogenese der bleibenden Skeletstücke.

Es ist anzunehmen, dass in den langsamer sich entfaltenden Stücken der gegenseitige Druck, den die einzelnen Zellelemente gegeneinander ausüben, auch geringgradiger sein wird als in den rasch wachsenden Skeletterritorien. Diese Voraussetzung finde ich dadurch bestätigt, dass ich in den lockergefügten regressiven Anlagen weder erhebliche Zellabplattungen noch etwa die sogenannten dunklen prochondralen Elemente nachweisen kann. Derartige Befunde bestätigen auf das Glänzendste die von Strasser aufgestellte Hypothese, dass die oben erwähnten Zell-, Kern- und Protoplasmadeformationen nicht wesentliche, sondern nur accessorische, durch mechanisch ungünstige Verhältnisse hervorgebrachte Erscheinungen des Chondrifikationsvorganges sind.

Alle regressiven Organe schreiten nur langsam in ihrer histologischen Differenzirung vorwärts und bestehen lange Zeit aus einem lockeren Gefüge indifferenter kleiner Zellen. Spät setzt der Verknorpelungsprocess ein, ebenso spät wird dieser Zustand überschritten. Bei regressiven Skeletstücken scheint eine Verspätung des Verknöcherungsprocesses durchgehende Regel zu sein (späte Ossifikationen in den Carpalien des Menschen). Bei Beginn des Reduktionsprocesses ist die Entfaltung nur eine retardirte (Fibula des Menschen, Nebenzehen des Schweines). Bei etwas höheren Graden der Re-

duktion bleibt der Verknöcherungsprocess ganz aus (Hypoischium, Epipubis bei manchen Reptilien. Beutelknorpel bei einigen Marsupialiern). Noch hinfälligere Skeletstücke bilden nicht einmal richtigen hyalinen Knorpel. Nur Spuren von Knorpelintercellularsubstanz sind noch nachweisbar (Phalangen der zweiten Zehe des Straussenfusses). Die am meisten rudimentären Skeletelemente überschreiten das Vorknorpelstadium überhaupt nie. (Erste Zehe des Vogelfusses. Daumen der Ungulaten. Fünfter Finger des Straussenflügels.) Ueber die Agenesie von Skeletstücken werde ich erst weiter unten zu berichten haben.

Zunächst will ich den Verlauf des eigentlichen Rückbildungsganges schildern. Er wird beim Knorpel eingeleitet durch Schwund seiner Intercellularsubstanz. Die Zellen, welche bereits die characteristichen Eigenschaften von Knorpelzellen gewonnen hatten, nehmen in ihren späteren Derivaten wieder die Gestalt von ganz indifferenten Zellen an. (Metatarsus quin tus des Strausses. Fig. 65, 5.) Tritt dieser Process sehr frühzeitig ein, wenn die Abgrenzung noch keine scharfe war, so besteht die Möglichkeit, dass die rudimentären Stücke mit dem Perichondrium der wachsthumskräftigeren Nachbarn verschmelzen. (Bei Carpalien des Menschen von Thilenius beobachtet 1895.96). Durch einen solchen Anschluss kann ein rückgängiger Abschnitt noch längere Zeit als Fortsatzbildung eines kanonischen Elementes weiterpersistiren. (Von Pfitzner bei zahlreichen accessorischen Stücken des Carpus und Tarsus beobachtet. Lebouco, Thilenius. Carpalia und Tarsalia der Vögel u. s. w.).

Beim ontogenetisch späteren Beginne des Rückschrittes zeigt das Perichondrium zumal in seinem äusseren rein fibrillär bindegewebigen Theil die grösste Persistenz. Die axiale Zellenmasse kann nahezu gänzlich schwinden, der Bindegewebsmantel jedoch selbst im postfetalen Leben lange Zeit hindurch weiter vegetiren. (Ligamentum fibulare des Schafes. Ligamentum claviculare bei Raubthieren. Ligamentum metatarsale V bei Struthio. Ligamentum hypoischium, Ligamentum medianum pelvis bei Reptilien, Ligamentum stylohyoideum u. s. w.)

Wenn ein Organ so weit rudimentär geworden ist, dass es gar nicht mehr zu einer sinnesfälligen Wahrnehmung kommt, so wird es nach dem Vorschlage von Alexander Rosenberg als agenetisch bezeichnet. Ein sehr prägnantes Beispiel hierfür liefern die entschieden regressiven Extremitäten von Proteus. Wiedersheim [1]) sah bei den Embryonen nie mehr als zwei Zehen. Auch der fünfte Finger der Tritonenhand scheint bereits der Agenesie verfallen zu sein.

Viele regressiven Skeletstücke sind in ihrer Entfaltung sehr variabel. Manchmal persistiren sie durch das ganze Leben; in anderen Fällen ist ihre Entfaltungsenergie früher erschöpft und sie gehen ver-

[1]) Wiedersheim 1892. S. 199.

schieden rasch zu Grunde. Aus diesem Grunde führen sie in der Literatur die Bezeichnung von inkonstanten Skeletstücken. Bisweilen sind sie so wenig scharf ausgeprägt, dass man an ihrer Existenz überhaupt zweifeln kann. Nicht selten fehlt jede Spur von ihnen.[1]) Wenigstens nur durch eine solche Annahme kann ich die verschiedenen widersprechenden Angaben in der Literatur erklären. Alexander Rosenberg[2]) hatte bei Schweinen aus der Umgebung Dorpats keine Anlage eines ersten Metacarpale gefunden. Baur[3]) berichtet aus Amerika, dass er in einer besonderen Falte bei einer Schweineextremität „ein dunkel tingirtes Gewebe" sieht, welches er einem Metacarpale I homolog setzt. Morse[4]) fand beim Hühnchen kein Metatarsale V, Baur[5]) hingegen hatte es bei allen untersuchten Objekten nachgewiesen. Alexander Rosenberg[6]) bezeichnete das Metatarsale V beim Sperling als wahrscheinlich agenetisch. Baur[7]) hingegen ist der Nachweis für dieselbe Species gelungen. Alle älteren Autoren beschreiben am Vogelflügel nur eine geringe Zahl von Fingeranlagen. Elisa Norsa[8]) hat sich bei zahlreichen Carinaten, ebenso wie ich bei Ratiten und anderen Flugvögeln, von der Existenz von fünf Fingern überzeugt.

Viele Autoren, welche die Vorknorpelanlagen von Skeletstücken beschrieben haben, erwähnen ganz ausdrücklich, dass dieselben sich nicht mehr scharf abgrenzen liessen. Es dürfte daher geboten sein, die Frage zu erörtern, ob auch einer diffusen kleinzelligen Gewebsverdichtung — wenn sie sich in der späteren Ontogenie nicht mehr zu einer höheren Stufe der geweblichen Entfaltung aufschwingt — noch der morphologische Werth eines Skeletstückes zukommt.

In manchen Fällen, zumal bei histologisch nicht genügend fixirten und differenzirten Präparaten, kann diese Beantwortung auf gewisse Schwierigkeiten stossen. Bei richtig vorbehandelten Objekten (S. 42, 87) giebt es jedoch ganz untrügliche Anhaltspunkte, welche ein jedes Verkennen ausschliessen.

Ob ein vorliegender kleinzelliger Gewebsklumpen z. B. die Anlage eines Fingers repräsentirt, hängt in erster Linie von seiner Lagebeziehung zu anderen sicher zu bestimmenden Nachbarorganen ab. Speciell für die Homologisirung von Fingeranlagen sind wir in der glücklichen Lage, in den interdigitalen Gefässen ein System von untrüglichen Orientirungslinien zu besitzen.

[1]) Ueber die causale Begründung einschlägiger Variationen. S. 137.
[2]) Alexander Rosenberg 1873. S. 122.
[3]) Gustav Baur 1884. S. 598.
[4]) Morse 1883.
[5]) Baur 1883. S. 425.
[6]) Al. Rosenberg 1873. S. 155.
[7]) G. Baur 1883. S. 425.
[8]) E. Norsa 1894. S. 6.

Die grundlegenden Untersuchungen Hochstetter's haben gezeigt, dass bereits in sehr frühen Stadien der Extremitätenentfaltung vier interdigitale Gefässe oder Gefässbündel bestehen [2]), welche sich auf dem Wege der Capillarverzweigungen in die Randvene ergiessen [3]). Die drei mittleren Finger liegen zwischen diesen Gefässen. Die beiden Randfinger grenzen nach aussen an die beiden Schenkel der Randvene, nach innen an die äussersten Interdigitalgefässe. Diese Lagebeziehung der Finger zu den Gefässen ist eine so typische, dass eine Homologisirung der Fingeranlagen bei wohl konservirten Objekten durchaus nicht schwierig ist. Als Beispiel führe ich folgenden Fall aus der Literatur an. In einem von Strasser [4]) abgebildeten Schnitte liegt im fibularen Randwulste ein noch ziemlich diffus vorknorpliger Zellenklumpen. Derselbe wird durch ein interdigitales Gefäss perforirt, welches mit Leichtigkeit schon auf dieser Stufe der Anlage gestattet, die vierte und fünfte Zehe auseinander zu halten.

Aus den Untersuchungen von Hochstetter hat sich ferner ergeben, dass eine jede Fingerachse auch von einem typischen Gefässnetze umsponnen ist. [5]) Dies Capillarnetz bietet ein weiteres Kriterium zur Bestimmung von Fingeranlagen. Der Begriff eines kleinzelligen verdichteten Gewebes, in welcher Form sich alle Skeletstücke herausdifferenziren, ist ein relativer, kann daher auch, wie es thatsächlich der Fall ist, von Seiten einzelner Untersucher einer verschiedenen Auffassung unterliegen. Deshalb scheint es mir bei dem Aufsuchen von Fingeranlagen in erster Linie auf die untrüglichen Zeichen der Gefässvertheilung anzukommen. Eine jede an typischer Fingerstelle gelegene gefässlose Gewebesäule, die von einem regulären Fingercapillarnetz umsponnen ist, muss meines Erachtens ohne eine jede weitere Rücksicht auf ihre bisweilen noch geringe histologische Differenzirung, schon als eine Fingeranlage oder wenigstens als Homologon einer solchen gedeutet werden.

Ebenso wie auch die einzelnen Fingerstrahlen sind auch die Elemente des Carpus und Tarsus, noch bevor in ihnen Spuren von Knorpelintercellularsubstanz nachweisbar sind, bereits als scharf abgrenzbare dicht gefügte Zellenklumpen zu erkennen. Dieselben sind erst von neueren Untersuchern richtig gewürdigt worden und waren von früheren Autoren bisher nur gering geschätzt. Es ist dieses durchaus nicht gerechtfertigt gewesen, denn auch die vorknorpligen Centrirungen sind ebenso wie die späteren knorpligen und knöchernen

[1]) Hochstetter 1891. S. 1—44.
[2]) Hochstetter l. c. S. 7.
[3]) Näheres auf S. 12, 43, 44.
[4]) Strasser 1879. Fig. 6.
[5]) Hochstetter l. c. S. 7. Taf. I, Fig. 9—14. Taf. III, Fig. 3a—6b.

Centrirungen nur verschiedene histologische Differenzirungsgrade der allgemeinen Skeletogenese.

Es bekundet nur ein geringes morphologisches Verständniss, wenn erst der Nachweis von Knorpel verlangt wird zur Charakterisirung eines Skeletstückes. Bei einer richtigen Vorbehandlung ist ein jedes vorknorplige centrirte Wachsthumscentrum mindestens ebenso leicht zu erkennen und von der Umgebung zu unterscheiden, wie ein erst bedeutend später auftretendes Verknorpelungscentrum. Es ist nur erforderlich ein histologisch tadelloses Material, Haemotoxylinfärbung (S. 42, Anm. 2). Nicht zu dünne Schnitte sind von Vortheil, damit solche Centra schon mit blossem Auge oder schwacher Lupenvergrösserung auch dem Anfänger kenntlich werden.

Die Hervorbildung von „Knorpel" ist keineswegs ein Zeichen von „Anlage" eines Organes, wie einzelne von den Autoren zu sagen pflegen.[1]) Der Verknorpelung gehen viele äussert scharf abgrenzbare Vorstufen der histologischen Ausbildung voraus. Bei Zugrundelegung der Strasser'schen Untersuchungen[2]) für die ersten Stadien lassen sich folgende Phasen der Skeletogenese unterscheiden:

A. Determinant des Skeletsystems in der ersten Furchungszelle eines jeden Keimes.
B. Indifferente Gewebsstufe: Grosse Kerne, reichliches Protoplasma.
C. Vorknorpelstufe:
   a) Zellreiche Gewebsmasse: Kleine Kerne, spärliches Protoplasma;
   b) Geringe Abplattung der Zellen;
   c) Extreme Abplattung der Zellen.
   d) Protoplasma und Zwischensubstanz gewinnen die Fähigkeit, sich durch Haematoxylin specifisch zu färben.
D. Chondrogenese: Einzelstadien.
E. Osteogenese: Einzelstadien.
F. Senile Involution:
   a) Altershalisterese: Senile Osteomalacie.
   b) Senile Zerklüftung der collagenen Grundsubstanz: Senile Brüchigkeit der Knochen.
G. Erlöschen der Regenerationsfähigkeit der Zellelemente.

[1]) Die bisher so häufig eingehaltene Gewohnheit, der Bezeichnung eines embryonalen Knorpels als „Anlage" beruht auf einer durchaus unstatthaften Unexaktheit der Ausdrucksweise. Die Anlage eines Organes sind seine in der ersten Furchungszelle des betreffenden Keimes vorhandenen Determinanten. Alle histologischen Umänderungen, zu denen auch als eine erst spät eintretende Erscheinung die Verknorplung gehört, sind nur verschiedene Phasen der Entfaltung dieser Determinantenanlagen.

[2]) Strasser 1879. S. 244—310.

Die in vorstehender Uebersicht vorgeführte Ausbildung des Stützsystemes, welche in der Ontogenie eines jeden beliebigen höheren Skeletstückes vor sich geht, ist ein deutlicher Beweis dafür, wie grosse Umwandlungen dasselbe in der Phylogenese erfahren hat. Zieht man weiterhin in Betracht, dass sowohl die Chondrogenese, als auch die Osteogenese in eine grössere Zahl überaus leicht aus einander zu haltender Stufen zerfällt, so muss ohne weiteres zugegeben werden, dass kein einziges anderes Organ in Bezug auf Mannigfaltigkeit der geweblichen Entwickelung sich dem Skeletsystem irgendwie an die Seite stellen kann. Gerade diese scharfe Abgrenzbarkeit, von zahlreichen, wohl charakterisirten Perioden, machte es mir allein möglich, den in vorliegender Arbeit geführten, strikten Beweis von gesetzmässigen zeitlichen Variationen zu liefern.

Ueber Acceleration und Retardationen der Ursegmentkomponenten.

Es ist dem scharfsinnigen Beobachter K. E. v. Baer[1]) nicht entgangen, dass der erste sogenannte Urwirbel nicht auch der erste bleibt, wie es später Remak glaubte, sondern dass sich vor demselben in späterer Zeit andere Segmente ausbilden. Die früheren Autoren unterschieden blos drei oder vier Kopfurwirbel. Hingegen fanden in neuerer Zeit van Wijhe[2]) bei Pristiurus und Scyllium 9, Dohrn[3]) bei Torpedo marmorata 12—15; Killian[4]) zählt bei Torpedo occellata sogar 17 bis 18 Segmente des Kopfes.

Alle Autoren, welche die Ontogenese der Kopfsegmente geprüft haben, stimmen bedingungslos darin überein, dass sie sich stets später differenziren als im Rumpfe. In ihren Leistungen stehen sie den letzteren nicht nach, insofern sie auch Sklerotomdivertikel besitzen und wenigstens auch die distalen eigene Myotomabschnitte aufweisen, welche die Augenmuskeln liefern.[5])

Insbesondere hat van Wijhe die Gleichwerthigkeit von Kopf- und Rumpfsegmenten gefolgert aus ihrer analogen Lagerung und entsprechenden Beziehungen zu gewissen Nerven.

Gegen diese Anschauung hatte zuerst Rabl Opposition erhoben und behauptet, dass nur die fünf distalen Kopfsomiten ihrer Entstehung nach als Urwirbel anzusehen sind, dass jedoch die vor den-

---

[1]) K. E. v. Baer 1828. S. 18.

[2]) van Wijhe Dissertation 1882.

[3]) Dohrn 1890.

[4]) Killian 1891.

[5]) K. E. v. Baer1827. Balfour 1878. Marshall 1881. van Wijhe 1882 1886 a, b. Dohrn 1890. Hertwig 1890. Oppel 1890. Killian 1891. Rabl 1892. Maurer 1892.

selben gelegenen Segmente „kaum eine entfernte Aehnlichkeit mit der Bildung der Urwirbel zeigen.“ [1])

Maurer kam bei seinen Untersuchungen über den Axolotl zu einem ähnlichen Ergebnisse und stellte fest, „dass die Verhältnisse der Differenzirung des Kopfmesoblastes noch in weiterer Beziehung verschieden sind von der Differenzirung des Rumpfmesoblastes als das Rabl bereits nachgewiesen hat. Die Ansicht, dass wir in den Kopfsegmenten andere Gebilde vor uns haben, als in den Urwirbeln erhält hierdurch eine weitere Stütze.“ [2]) Maurer präcisirt die von ihm für wesentlich gehaltenen Unterschiede zwischen Rumpf- und Kopfsomiten in folgenden Sätzen: „Am Urwirbel sehen wir ganz gleichmässig die Differenzirungen Platz greifen; in dem Maasse, als sich das Sklerotomdivertikel selbstständig macht und seine Zellen sich zu Bindegewebszellen differenziren, die als solche noch indifferent sich verhalten, bilden sich nicht nur die Zellen des Cutisblattes in gleicher Weise aus, sondern auch die Elemente des Muskelblattes bilden sich in eben derselben Zeit zu Muskelzellen heran. Ganz anders im Vorderkopf. Hier finden wir Bindegewebe aus Zellen mit verästelten Fortsätzen bestehend, somit als solche noch indifferent, im Vergleiche zu den Zellen eines noch nicht weiter differenzirten Urwirbels aber bereits sehr hoch differenzirt zu einer Zeit, wo die Urwirbel hinter dem Gehörbläschen noch in ganz indifferentem Zustande bestehen. Dagegen ist um diese Zeit Muskelgewebe im Vorderkopf noch nicht gebildet. Wenn nunmehr die Rumpfsomiten hinter dem Gehörbläschen sich weiter differenziren, so finden wir in einem Stadium, in welchem die Muskelplatte der Urwirbel schon reichlich kontraktile Fibrillen führende Muskelfasern zeigt, noch keine Spur von Muskelfasern im Kopfe. Letztere Muskulatur bildet sich bei den Urodelen vielmehr erst zu der Zeit, wann die sekundäre Rumpfmuskulatur, wie ich früher schilderte, zur Entwickelung kommt. Es stellt sich somit die zeitliche Folge der Differenzirungen von Muskel- und Bindegewebe im Kopfe ganz anders dar, als im Rumpfbezirke der Embryonalanlage.“ [3])

Im vorstehenden Passus giebt Maurer selbst ungeschminkt zu, dass die Differenzirungsprodukte von Kopf- und Rumpfsomiten die gleichen sind, nämlich „Muskel- und Bindegewebe.“ Nur die zeitliche Aufeinanderfolge ist in der Differenzirung beider Gewebsarten eine unterschiedliche. Im Rumpfsegmente erfolgt sie gleichzeitig, in den Kopfsegmenten ungleichzeitig.

Zeitliche Unterschiede in der Differenzirung bedeuten nach den

---

[1]) Rabl 1892. Theorie I. S. 233.
[2]) Maurer 1892. S. 332.
[3]) Maurer 1892. S. 332.

bei Skeletstücken gemachten Erfahrungen noch keineswegs eine Verschiedenartigkeit derselben. So verknorpelt z. B. das Intermedium bei der Schildkröte etwas früher wie die Carpalia; beim Strausse hingegen tritt es erst als überhaupt allerletztes Element in Erscheinung, ohne dass wir hierdurch berechtigt wären, seine durch die gleiche Lagebeziehung gesicherte Homologie deswegen in Frage zu ziehen.[1])

Das gleiche Lagerungsverhältniss von Kopf- und Rumpfsegmenten zu Chorda, Medullar- und Darmrohr, Ektoderm und Enteroderm, insbesondere aber auch die in den gleichen Derivaten sich äussernde gleiche physiologische Leistungsfähigkeit scheint mir eine Homodynamie beider Gruppen absolut zu sichern. Die verschieden rasche gewebliche Differenzirung einzelner ihrer Abschnitte dürfte für die Beantwortung ihrer Werthigkeit ebenso irrelevant sein, wie etwa die verschieden rasche Entfaltung homologer Skeletstücke oder der Zahnanlagen (S. 54).

Es erübrigt nur noch, jetzt Anhaltspunkte zu gewinnen, welche im Stande wären, genügende Auskunft darüber zu geben, weswegen der Differenzirungsprocess von Sklerotomen und Myotomen bei den Kopfsegmenten verschieden rasch fortschreitet. Bei einer solchen Beurtheilung dürfen zunächst auch nur die für Skeletstücke geltenden allgemeinen gesetzmässigen Relationen in Frage kommen. Es muss daher entschieden werden, ob der durch eine auffällig langsame histologische Differenzirung markirte Myotomabschnitt der Kopfsegmente etwa auch mit einem Reduktionsprocess in Zusammenhang gebracht werden kann.

Eine derartige Voraussetzung findet in der Ontogenese der Myotome ihre direkte Bestätigung. Nach den Angaben von Killian wachsen bei Torpedo ocellata die Myotome des Kopfes nur bis zum Stadium F von Balfour. Sodann stellen sie ihr Wachsthum ein oder „wachsen nur sehr wenig.“ [2]) Die Höhlung geht verloren und ein Myotom verwandelt sich in ein unscheinbares Zellhäufchen, „welche sich nur durch ihre Lage als Reste von Myotomen zu erkennen geben.“ Der eklatanteste Hinweis auf ihren Reduktionsprocess besteht aber in der Erscheinung, dass sie nicht immer Muskeln liefern, sondern sich in Mesenchym auf lösen.“ [2])

Alle, die eben erwähnten Erscheinungen bestätigen, dass die meisten Myotome des Kopfes stark regressive Abschnitte sind. Es dürfte daher auch gar nicht auffallend sein, wenn die regressiven Muskelorgane mit den regressiven Skeletstücken darin übereinstimmen, dass

---

[1]) Born 1876, Thilenius 1896a, S. 526, 528, 531.

[2]) Killian 1891. S. 97.

sie eine gleiche Verlangsamung in ihrer histologischen Differenzirung zeigen. Letzteres giebt sich in deutlicher Weise dadurch kund, dass bei denjenigen Myotomen des Kopfes, welche überhaupt noch Muskelgewebe produciren, diese Stufe der Entfaltung nach den eigenen Angaben von Maurer erst später eintritt, als in den nicht regressiven Rumpfsegmenten.

Gleiche empirische Anhaltspunkte lassen sich auch erweisen, welche im Stande sind die frühzeitigere Ausbildung der Sklerotomabschnitte der Kopfsegmente gegenüber den Rumpfsegmenten zu erklären. Nach den Angaben von Killian nehmen bei Torpedo ocellata die Sklerotomanlagen des Kopfes „nach vorn relativ an Grösse zu.“ [1]) Diese Grössenzunahme der Sklerotomabschnitte deutet eine mehr accentuirte progressive Ausbildung dieser Bindegewebskeime der Kopfregion an. Damit steht aber auch die Beobachtung von Maurer ganz im Einklange, dass diese progressiven Abschnitte sich auch besonders rasch in histologischer Beziehung entfalten.

Von allen Untersuchern wird ganz übereinstimmend zugegeben, dass die Kopfsegmente sich etwas später differenziren, als die des Rumpfes und ausserdem manche von ihnen etwas verwischt bleiben. In Folge dessen ist es auch oft sehr schwierig, und kann individuellen Auffassungen unterliegen, zu entscheiden, wie viel Segmente in einem gegebenen Falle vorhanden sind. Zieht man in Betracht, dass eine verspätete Differenzirung, späte Abgrenzbarkeit und verwischte Kontouren ein Charakteristikum für die ersten Entfaltungsstufen aller regressiven Skeletstücke sind, so wird man auch nicht fehl gehen, wenn man aus den gleichen Gründen auf eine starke phylogenetische Abänderung der Kopfsegmente schliesst. Diese meine Deutung der Ontogenese des Kopfskeletes spricht zu Gunsten aller jener Hypothesen, welche das Stützgewebe der Kopfbasis von veritablen Metameren ableiten.

Das Resultat obiger Betrachtungen fasse ich in den folgenden Sätzen zusammen: Kopf- und Rumpfsegmente sind durchaus homodyname nur in Folge differenter Phylogenese auch ontogenetisch abgeänderte Organe. Ein Unterschied zwischen beiden besteht nur insofern, als in der Kopfregion die Sklerotomabschnitte eine specielle Entfaltung gewinnen, die sich auch in einem rascheren Verlaufe der histologischen Differenzirung kund giebt. Viele Myotome des Kopfes hingegen erfahren eine gänzliche Rückbildung, die sich gleich von Anfang an in einem spät auftretenden trägen Verlaufe der Entfaltung dieser Organe auszeichnet und schliesslich zu ihrer gänzlichen bindegewebigen Degeneration führt.

Ein weiteres schönes Beispiel von Acceleration einseitig sich aus-

[1]) Killian l. c. S. 96.

bildender Skeletabschnitte haben die Untersuchungen von Mollier zu Tage gefördert. „Wie die Anlage der Seitenleiste, geht auch der Knospenvorgang und überhaupt die ganze Bildung der Extremität in proximo-distaler Richtung vor sich.“ [1]) Die Flossenstrahlen jedoch fügen sich in ihrer Differenzirung nicht diesem allgemeinen Gesetze. Es werden „die mittleren Strahlen zunächst sichtbar und sind am längsten, während gegen die Flossenenden dieselben an Länge abnehmen und zwischen den vordersten und hintersten Knospen auf Fig. 16 überhaupt noch nicht zu sehen sind.“ [2]) Dieses frühzeitigere Hervortreten der längsten Mittelstrahlen in der Ontogenese der Selachierextremität, als ihre vorderen und hinteren kleineren Genossen, ist wohl keiner anderen Deutung zugängig, als dass den progredientesten unter ihnen auch die accelerirteste Entfaltung zukommt.

Der Nachweis, dass nicht nur bei allen Skeletstücken, sondern auch bei dem komplicirten Organkomplexe eines Ursegmentes an und für sich, und bei allen seinen Komponenten auch noch im Speciellen die gleichen gesetzmässigen Beziehungen zwischen individueller Entfaltungsenergie und phyletischer Entwickelungstendenz bestehen, weist darauf hin, dass es sich nicht um eine nur für bestimmte Organe, sondern vielmehr um ein ganz allgemeines Princip der organisch morphologischen Gestaltung handelt.

Theorie der regressiven und progressiven Metamorphose.

Nach Feststellung der Thatsachen, dass die Acceleration der Ontogenese und progressive Entwickelung einerseits, Retardation der Entfaltung und regressive Tendenz andererseits zusammenfallen, erwächst jetzt die neue Aufgabe, zu bestimmen, worauf sich dieses Abhängigkeitsverhältniss zwischen ontogenetischer Entfaltung und phyletischer Ausbildung gründet; ob sie zu einander in einem subordinirten ursächlichen Verhältnisse stehen oder koordinirte Erscheinungsformen gleicher Processe sind. Es muss speciell geprüft werden, ob die Retardation und Acceleration der Entfaltung eine nachfolgende regressive oder progressive Ausbildung bedinge oder ob das Abhängigkeitsverhältniss ein umgekehrtes ist und die in der Phylogenese zu Tage tretende regressive oder progressive Metamorphose die primäre Ursache abgebe für die konsecutive Verlangsamung und Beschleunigung der ontogenetischen Entfaltung.

Es handelt sich hier um die Diskussion von Fragen, die von Buffon von Neuem angeregt, seit Anfang dieses Jahrhunderts bald in

[1]) Mollier 1893. S. 15.

[2]) Mollier. Ebendaselbst. S. 33

dieser, bald in jener Richtung beantwortet worden sind und welche alle darin gipfeln, ob die Ontogenese der Nachkommen in korrelativer Abhängigkeit steht von den vitalen Lebensentwickelungen der gleichen Organe bei den Elternthieren, oder ob die Ausbildung eines Organismus und aller seiner einzelnen Komponenten abhängig ist von dem im Keime schlummernden und nur auf denselben zurückführbaren Entfaltungsenergien. Kurz, es ist zu prüfen, ob die Enwickelung in der individuellen Phylogenese somatogener oder blastogener Natur sei.

Eine solche Entscheidung wäre ganz leicht, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass der ontogenetischen Retardation keine regressive, und der ontogenetischen Acceleration keine progressive Ausbildung folge. In diesem Falle dürfte man die Retardation und Acceleration als blastogene Primärerscheinungen auffassen, welche erst bei stärkeren Intensitätsgraden eine regressive oder progressive Metamorphose des betreffenden Organes zu Stande bringen.

Die gegentheilige Annahme wäre bewiesen, wenn durch einwandsfreie Fälle klar gelegt würde, dass in der Ontogenese einem später eintretenden manifesten Rudimentärwerden keine Verlangsamung der ersten Entfaltungsstufen vorausging.

Hierzu ist zu bemerken, dass diese Aufgabe in der Praxis keine so ganz leichte ist, weil eine Acceleration oder Retardation nur erschlossen werden kann durch den Nachweis, dass bei demselben Individuum andere homodyname Organe sich orthochronisch entfalten. Eine so günstige Gelegenheit bietet nur mein Untersuchungsobjekt — das Extremitätenskelet. Durch die Vergleichung eines singulären Organes bei zwei verschiedenen Thierarten können allerdings zeitliche Verschiedenheiten erkannt werden, jedoch kann die Präcisirung der Frage, in welchem Falle es sich um Beschleunigung oder Verlangsamung handelt, oft ganz unmöglich sein, so lange ein orthochronisches Vergleichungsobjekt fehlt. Dieses festzustellen, ist das Punctum saliens. Aus den dargelegten Gründen kann die Richtungsart zeitlicher Variationen mit Sicherheit nur bei homodynamen und metameren Organen erschlossen werden.

Viele regressive Organe entfalten sich in der That später als nicht regressive Organe, zum Beispiel die rudimentären Rippen, Kiemenanlagen, Wirbel etc., ohne dass es jedoch erlaubt wäre, die späte Differenzirung mit dem Reduktionsprocesse in einen kausalen Zusammenhang zu bringen, weil alle diese metameren Organe sich normal in caudalfortschreitender Aufeinanderfolge entfalten, so dass die caudalen Elemente an und für sich später zur Differenzirung gelangen, als die cranialen. Es dürfte daher zu den schwierigsten Aufgaben gehören, zu entscheiden, ob die letzten Kiemenspalten, Rippen, Wirbel, Ursegmente, Myotome und Sklerotome noch etwa in Folge ihres Rudimentärwerdens, eine specielle Verlangsamung erfahren, und wie be-

trächtlich der Antheil der letzteren Komponenten ist. Aus den dargelegten Verhältnissen folgt, dass diejenigen metameren Organe, welche sich in caudalfortschreitender Aufeinanderfolge zu entfalten pflegen und bei denen der Reduktionsprocess gerade die zuletzt auftretenden Abschnitte ergreift, zu einer Präcisirung zeitlicher Alterationen unbrauchbar sind.[1]) Die sichersten Aufschlüsse erlauben nur die homodynamen Abschnitte des Extremitätenskeletes und auf diese will ich mich auch nur im Folgenden beziehen. Bei meiner Darstellung wende ich mich zunächst zu den empirisch bekannten Ursachen, welche in der individuellen Phylogenie die Ausbildung und Vervollkommnung eines Organes hervorbringen.

Das ganze postembryonale Skeletwachsthum ist abhängig von vitaler funktioneller Bethätigung. Die täglichen Erfahrungen der Praxis lehren, dass ein jeder in Folge von Lähmung der Extremitätenmuskulatur ausser Funktion gesetzte noch jugendliche Knochen eine erhebliche Verlangsamung seiner Entfaltung, bisweilen sogar nahezu eine Aufhebung derselben erfahren kann. Es ist eine ganz bekannte Thatsache, dass nach essentieller Kinderlähmung das Skelet der afficirten Extremität stets kürzer bleibt, als auf der gesunden Seite.

Eine dem Kliniker ebenso bekannte Erscheinung ist die Atrophie des Skeletes bei solchen Amputationsstümpfen, welche nicht durch künstliche Prothesen zu einer Funktion gezwungen werden und durch dieselbe neue Reize erhalten. Es ist dieses wiederum ein neuer Beweis, dass auch im mannbaren Alter die Gleichgewichtslage[2]) in der Komposition der Knochen abhängig ist von der Funktion und durch Wegfall der letzteren erstere zu Gunsten der Abnahme alterirt wird.[3])

---

[1]) Nur die Kopfmetameren dürften für diesen Zweck durchaus geeignet sein (S. 88—92), weil der von E. Rosenberg (1884) aus der Vergleichung nachgewiesene Reduktionsprocess zuerst die proximalen (vorderen) Abschnitte betrifft, während die in der Ontogenie zuletzt auftretenden Segmente gerade die am meisten caudoterminal gelegenen sind.

[2]) Roux hat hierfür die Bezeichnung „Erhaltungsfähigkeit" eingeführt. 1895. Band I. S. 759.

[3]) Von einigen Autoren ist die Atrophie von Skeletstücken nach Lähmungen und Rückenmarksanomalien auch als ein neuropathischer Zustand gedeutet worden. Eine solche Auffassung wäre wohl gerechtfertigt, wenn die Atrophie sich nur auf die direkt afficirten Skeletstücke bezöge. In der That ist dieses jedoch nicht der Fall. Es ist häufig konstatirt worden, dass nach Oberschenkelamputationen auch die von der Amputation selbst nicht berührte, betreffende Beckengürtelhälfte ein vermindertes Wachsthum zeigt und kleiner bleibt als auf der anderen Seite. Für alle Fälle dieser Art ist eine neuropathische oder vasomotorische Beeinflussung des Beckengürtels von Seiten des Rückenmarkes wohl nicht anzunehmen. Das einzige abgeänderte Verhältniss ist die verminderte und zum Theil aufgehobene Funktion der an das Becken sich ansetzenden Oberschenkelmuskeln und die verminderte, gleichfalls als eine Funktion zu betrachtende Körperlast (S. 115—121). Gerade

Diese empirischen Erfahrungen, dass alle individuellen postembryonalen Entwickelungen in erster Linie von einer geregelten Funktion abhängen, können auch nur als einziger rationeller Maassstab für die Beurtheilung aller phyletischen Entwickelung zu Grunde gelegt werden, denn das Leben eines Einzelnen und die von ihm erworbenen Eigenschaften und Ausbildungen sind selbst ein Stück der allgemeinen Phylogenese. Es ist dieses jener Standpunkt, welcher von der bahnbrechenden, durch Roux ins Leben gerufenen neuen entwickelungsmechanischen Schule und dem Begründer der modernen Morphologie, vertreten wird: „Am ausgebildeten Organismus mit seinen mannigfaltigen Beziehungen zur Aussenwelt und durch Rückwirkung derselben auf die Organisation, die daraus ihre Anpassung gewinnt, treffen wir die Pforten für Veränderungen geöffnet. Hier ist es, wo der Organismus die Umgestaltung empfängt, die uns seine Organe in der Ausbildung sowohl, als auch in der Rückbildung beurtheilen lässt.“ [1]) Wenn nach dieser Ueberzeugung der berufensten Forscher schon Wechsel der individuellen Funktionsintensitäten im Stande ist, phyletische Abänderungen zu bewirken, dann liegt auch entschieden die grosse Wahrscheinlichkeit vor, dass auch eine blosse Abänderung der Leistungen in der individuellen Phylogenese sich schon bei den nächsten Nachkommen in einer Alteration der embryonalen Entfaltung ausprägen müsse. Um zunächst über diesen Punkt Klarheit zu gewinnen, habe ich mir die Frage vorgelegt, ob ein Organ, welches in der Phylogenese eine Abnahme seiner Funktion erfährt, ohne schon eigentlich rudimentär zu werden, auch bereits eine Alteration der Entfaltung zeigt, oder eine solche noch nicht nachzuweisen ist. Ich gehe daher in Nachfolgendem zu einer Besprechung einiger einschlägiger Fälle über.

Den beiden Unterschenkelknochen der Landläufer sind im wesentlichen Stützfunktionen zugetheilt. Dieselben tragen bei Quadrupeden die Last des hinteren Körperabschnittes, bei den aufrecht gehenden Vögeln, Menschen und Marsupialiern das gesammte Körpergewicht. Zieht man die Schwerpunktlinie, so geht dieselbe bei den meisten Säugethieren durch die Tibia hindurch, indessen die Fibula meist ausserhalb derselben zu liegen kommt oder nur wenig von derselben tangirt wird. Es ist daher anzunehmen, dass die statischen Leistungen der Fibula, wenn überhaupt vorhanden, so doch jedenfalls beträchtlich abgeminderte sind. Diese Minderung der funktionellen Inanspruchnahme hat bei vielen Arten bekanntlich einen gänzlichen oder partiellen Schwund der Fibula zur Folge gehabt. Auch bereits in der

diese verminderte Stemmfunktion bei Muskelzug und die Stützfunktion der Körperlast dürften daher auch nur als einzige Ursachen für obige Wachsthumsalteration in Frage kommen.

[1]) Gegenbaur, 1889a. S. 8.

embryonalen Ontogenese findet sich dieser Process angedeutet. Nach den Untersuchungen von Alexander Rosenberg[1]) verknorpelt beim Schafe der proximale regressiv werdende Theil der Fibula später als der distale zum Theil persistente Abschnitt derselben.

Beim Menschen ist die Fibula noch nicht eigentlich rudimentär zu nennen, in der Embryonalzeit erreicht dieselbe kurze Zeit sogar die Ausdehnung und Dicke der Tibia; späterhin bleibt sie in ihrem Wachsthume zurück und zeichnet sich im bleibenden Zustande durch ihre bekannte schlanke Form aus. In Ausnahmefällen, die aber keineswegs selten sind und jedes Jahr in grosser Zahl publicirt werden (Jahresberichte von Hofmann-Schwalbe), ist ein individueller Schwund der Fibula beim Menschen beobachtet worden. Gerade derartige Beobachtungen zeigen, dass die Fibula ihre Rolle für den Menschen ausgespielt hat und ein Ausfall derselben für den betreffenden Träger keine wesentliche Einbusse bedeutet.

Trotzdem die Fibula des Menschen in der Regel nicht manifest rudimentär ist, so zeichnet sie sich dennoch in ihrer Ontogenese dadurch aus, dass sie sich anders entfaltet, wie die nicht regressive Fibula niederer Formen. Bei der Schildkröte verknorpelt zuerst der Diaphysenabschnitt und zwar meist gleichzeitig, bisweilen etwas später, als bei der Tibia (S. 15). Beim Menschen hingegen hat Leboucq beobachtet,[2]) und meine Präparate bestätigen es, dass nicht zuerst der Diaphysentheil, sondern ihr oberer Abschnitt verknorpelt. Die distale Hälfte ist anfänglich deutlich retardirt und verknorpelt später, als die proximale.[3])

Ein weiteres Beispiel für die retardirte Entfaltung eines regressiven Organes bietet die Genese des Weisheitszahnes. Er ist, wie bekannt, in seiner Gestalt sehr wenig beständig und sinkt bisweilen zu einem Zwergzähnchen herab, welcher das Zahnfleisch kaum durchbricht.[4]) In seltenen Fällen gelangt ein eigentlicher Mahlzahn überhaupt gar nicht zur Entfaltung und an seiner Stelle findet sich blos ein Schleimhautfortsatz, welcher sich in eine Rinne des Kiefers einsenkt.[4]) Ich will die Frage hier nicht weiter erörtern, ob der Weisheitszahn etwa in Folge seiner extremen Lage von der Funktion ausgeschlossen ist und deshalb regredient geworden ist, oder ob er nur

---

[1]) Rosenberg, Alexander, 1873. S. 155. Näheres auf S. 78 vorliegender Arbeit.

[2]) Citirt nach Poirier, 1886. S. 32. An dieser Stelle ist die Quelle nicht besonders vermerkt. Trotz eifrigen Suchens in den Arbeiten von Leboucq konnte ich den Originaltext nicht auffinden. Vielleicht bezieht sich Poirier auf P. III, Fig. 2.

[3]) Leboucq, 1884, Pl. III, Fig. 2.

[4]) Zuckerkandl, 1891. S. 99.

einer phyletischen, aus anderen mechanischen Ursachen eingetretenen Reduktionstendenz zum Opfer fällt, welche mit einer Verkürzung des Unterkiefers einhergeht. Jedenfalls ist der Weisheitszahn der Jetztzeit ein aus der Reihe der funktionirenden Elemente der zweiten Dentition nahezu ausgeschaltetes Organ. Röse fand bei einem $3^1/_4$ Jahre alten Kinde erst eine Verdickung des Endes der Zahnleiste.[1]) Durchschnittlich im fünften Lebensjahre beginnt die seitliche Einstülpung der Papille.[2]) Auch die weitere Entfaltung dieser Anlage des Weisheitszahnes ist eine individuell verschiedene, stets jedoch eine sehr retardirte. Es vergehen bisweilen viele Jahre, manchmal Decennien, ehe derselbe sich soweit differenzirt hat, dass er über das Niveau des Kiefer- und Schleimhautwalles hervortreten kann. Es ist bekannt, dass der Weisheitszahn manchmal erst in dem späteren Lebensalter durchbricht oder bisweilen überhaupt in der Alveole stecken bleibt. Der Weisheitszahn bietet in seiner Genese ein vortreffliches Beispiel für eine späte und sehr retardirte Entfaltung eines regressiven Organes.

Ein analoges Verhalten zeigen die Nebenzehen des Schweines. Der Weg der Vergleichung, speciell mit Bezugnahme auf die fossilen Funde (Palaeotherium, Anaplotherium)[3]) lehrt, dass in der Gruppe der Ungultaten die Nebenzehen regredient werden und schwinden. Sowohl bei der vorderen, wie auch bei der hinteren Extremität sind die Nebenzehen des Hausschweines noch nicht eigentlich rudimentär. Sie besitzen ebenso, wie die wahren Zehen, drei Phalangen, und der ganze anatomische Unterschied zwischen wahren und falschen Zehen beruht nur in einer verschiedenen Grössenentfaltung. Ein wesentlicher principieller Unterschied besteht jedoch in ihren Leistungen. Während das Schwein nur mit den beiden wahren Zehen und Fingern den Boden betritt, somit dieselben auch allein die Last des Körpers unter sich zu tragen haben, berühren die Afterzehen den Boden nicht[4]) und sind diese daher von einer statischen und, soweit bekannt, überhaupt von einer jeden Funktion ausgeschlossen.

Die gleichen Unterschiede, die bei den einzelnen Strahlen zwischen ihren Funktionsleistungen bestehen, treten auch in der Ontogenese derselben hervor. Die Afterzehen sind in ihrer Entfaltung lange Zeit hinter den wahren Zehen beträchtlich zurück (S. 50, Fig. 73). Die bleibenden Strahlen wachsen rascher in die Länge, oder mit anderen Worten die nicht rudimentären, aber funktionslosen Zehen des Schweines sind in ihrer Entfaltung ebenso

[1]) Röse, 1891, Tabelle auf S. 489.
[2]) Röse, ebendaselbst, S. 469.
[3]) Cuvier, 1835, Pl. 143—147.
[4]) Leisering, Müller, Ellenberger, 1890, S. 183.

retardirt, wie die ausgesprochen rudimentären Nebenzehen der Artiodaktylen (Fig. 71, Fig. 72).

Das soeben verzeichnete embryonale Verhalten der menschlichen Fibula und der Nebenzehen des Schweines zeigen, dass eine Retardation in der Ontogenese zusammenfällt mit einer phyletischen Minderung und Aufhebung der Funktionsinanspruchnahme. Als weiteres wichtiges Ergebniss tritt hervor, dass bereits eine Ausschaltung aus dem Verbande der für den betreffenden Organismus zum Leben nothwendigen funktionirenden Organe, noch bevor sie ein manifestes Rudimentärwerden zur Folge hat, genügend ist, um auf die ersten Phasen der Entfaltung modificirend und zwar in diesem speciellen Falle verlangsamend einzuwirken. Gerade diese Beispiele beweisen, wie eng die Verknüpfung von funktioneller phyletischer Aus- und Rückbildung und ontogenetischer Entfaltung ist. (Hierzu S. 66, 77.)

Das vorstehende Ergebniss, dass die embryonale Retardation und das spätere Rudimentärwerden in gleicher Weise von einer Abnahme der Funktion abhängig sind, zwingt zu einer näheren Analyse beider Erscheinungen.

Die embryonale Retardation ist ein Zeichen eines verminderten Entfaltungstriebes. Der Wachsthumsstillstand der Afterzehen beruht — im Vergleiche zu den wahren Zehen — gleichfalls auf einer Verminderung derselben Potenz. Das Persistiren der ersteren in einer konstanten, aber kleineren Form, während des ganzen Individuallebens, zeigt nur, dass jeweilig ebenso viel neu ersetzt wird, wie abgängig ist. Das manifeste Rudimentärwerden bei anderen Skeletstücken ist die sinnesfällige Erscheinungsform dafür, dass die Entfaltungsenergie sich noch mehr verringert hat, und der Materialabgang eine grössere Quote in Anspruch nimmt, als die geschwächte Neuentfaltung zu liefern im Stande ist. Das Schwinden eines Organes giebt das gänzliche Erlöschen der Proliferationsfähigkeit seiner Zellkomponenten kund. Ich kann das Ergebniss aller dieser Ueberlegungen im folgendem allgemeinen Satze fixiren: Die Verlangsamung der Entfaltung, der sogenannte Wachsthumsstillstand, die regrediente und regressive Metamorphose, das Rudimentärwerden und der individuelle Schwund eines Organes sind nur graduelle Erscheinungsformen ein- und desselben ursächlichen Momentes, welches besteht in einer Minderung und schliesslichem Erlöschen der Zellregenerationsenergie. Berücksichtigt man hierbei die oben erwähnten Thatsachen, dass eine Verlangsamung der Entfaltung und überhaupt eine jede regressive Tendenz in erster und einziger Linie abhängt von einer Abänderung der Funktion, dann kann man den Satz auch auf folgende Weise formuliren: Die phyletisch individuelle Minderung und Ausschliessung eines Organes von seiner Funktion führt konsecutiv zu einer

Minderung — und in der Agenesie — auch zu einem Erlöschen der individuellen Entfaltungsenergie (Zellregenerationsfähigkeit).

Gleiche Relationen wie für den Rückgang der Entfaltung existiren auch für die progressive Tendenz derselben. Der progressive Abschnitt des Metacarpus und Metatarsus entfaltet sich rascher als der konservative Theil des Carpus und Tarsus (S. 64, 65). Auch unter den Metacarpen und Metatarsen bestehen die gleichen Unterschiede. Die am meisten progredienten unter ihnen entfalten sich rascher als die primitiveren oder gar rückschreitenden (S. 74). Die gleiche Regel trifft auch zu für die einzelnen Komponenten des Tarsus. Der progrediente Calcaneus und Talus und das im geringeren Maasse fortschreitende Cuboid zeigen eine graduell raschere histologische, in der Osteogenese erkennbare Differenzirung als die primitiveren Tarsalien I, II, III (S. 67).

Gerade für den Tarsus ist in der neuesten Zeit durch Lazarus[1]) der Nachweis geliefert worden, dass die Grössenzunahme des Tarsusabschnittes auf einer Plusfunktion desselben gegenüber dem Metatarsus beruht (S. 67). Auch die in der Reihe der Vertebraten zu verfolgende Grössenzunahme des Humerus, Femur, Vorderarmes, Vorderbeines, Metacarpus und Metatarsus (S. 59, 60) besitzen ihre ursächsichen Momente wohl in phyletischer Veränderung und feiner specialisirten Ausarbeitung der Funktionen gegenüber der einfachen Ruderbewegung bei den Kiemenathmern.

Das Ergebniss lautet: Eine jede im Laufe der individuellen Phylogenese eintretende Steigerung der funktionellen Inanspruchnahme bewirkt für das Individuum selbst eine Steigerung der Wachsthums-, für seine Nachkommen eine Steigerung der Entfaltungsenergie.

Es gelingt ohne jede Schwierigkeit, die meisten regressiven und progressiven Entwicklungsvorgänge auf primäre Abänderungen der Funktion zurückzuführen. Roux hat in dem ersten Bande seiner Entwicklungsmechanik, welcher vorwiegend über funktionelle Anpassungen handelt, zahlreiche Einzelfälle zusammengestellt, aus denen hervorgeht, dass auch die ganze innere Struktur der verschiedenen Organgewebe auf einer funktionellen Selbstgestaltung beruht.[1]) Nur zur Erklärung weniger phylogenetischer Entwicklungen reicht der jetztzeitige Erfahrungsschatz noch nicht aus. Dieselben werden bisweilen fälschlicher Weise von primären Strukturorganisationen des Keimes abgeleitet und als somatogene Entwicklung bezeichnet. Ein Beispiel dieser Art ist die Entwicklung des Flügels in der Reihe der Flug-

[1]) Lazarus, 1896.
[2]) Roux, 1895 a. S. 178—189

vertebraten und die allmälige Rückbildung desselben bei einzelnen Formen.

Der Flügel des Strausses zeigt in allen Strukturverhältnissen die allergrösste Uebereinstimmung mit dem Flügel der Carinaten. Bei beiden ist der dritte Finger am meisten ausgebildet. Die Entfaltung des Metacarpalabschnittes ist eine für die Flugextremität typische, ebenso erfolgt die Vertheilung der Carpalien auf die langen Knochen nach demselben für die Carinaten geltenden Gesetze. Vom morphologischen Standpunkte ist daher die vordere Extremität des Strausses als ein Flügel zu bezeichnen. Zu einem gleichen Resultate gelangt man bei Erwägung der Frage nach der physiologischen Leistungsfähigkeit dieses Flügels.

Die stark specialisirte Ausbildung und embryonale Grösse des Straussflügels, der auch noch zur Zeit des Ausschlüpfens ein mächtiges Organ ist (Fig. 58. $\frac{1}{1}$); die typische Besetzung mit Federreihen (Fig. 56, 58)[1]), welche den Schwungfedern der Carinaten entsprechen, weisen wohl mit Entschiedenheit darauf hin, dass in früherer Zeit eine Flugfunktion bestanden hat. Die excessive Pneumacität aller Knochen, die entschieden, z. B. was das Sacrum anbetrifft, grösser ist, wie bei den meisten Flugvögeln, besonders aber der Nachweis eines embryonalen transitorischen Kieles[2]) spricht zu Gunsten derjenigen, welche die jetzigen Ratiten von Flugvögeln ableiten.

Die ontogenetische Entfaltung lehrt andererseits, dass der zweite und dritte Finger etwa von der dritten Woche an, jeder eine deutliche Kralle tragen.

Nassonow hat dieselbe bereits bei einem zwölf Tage alten Embryo gesehen.[3]) und Parker hat sie bei Apteryx abgebildet[4]) und ich habe sie bei keinem einzigen älteren Embryo vermisst (Fig. 55, 56, 58). Jede Kralle prominirt deutlich über das Hautniveau. In der Achse liegt die letzte leicht zugespitzte Endphalanx, (Fig. 57) bedeckt von einer Hornkappe. Selbst bei einem über 25 Jahre alten weiblichen Sudanstrausse habe ich noch die kleine ca. 7 mm lange Hornkappe gefunden, die ihrer ganzen Konfiguration nach so sehr den Zehenkappen entspricht, dass sie als eine homodyname Miniaturausgabe derselben hingestellt werden kann.

Nicht nur die Ratiten, sondern auch die Carinatenvögel besitzen bisweilen Krallen. Dames zählt in einer Zusammenstellung[5]) zehn Formen auf, welche noch in der Jetztzeit eine bis zwei Fingerkrallen tragen. Der Archaeopteryx, der von den meisten Autoren als in die

[1]) Nassonow, 1895, Nr. 480, S. 4, Fig. 8. Ein ähnliches Stadium.

[2]) Parker, J., 1892, Pl. 16, Fig. 210, 211 and 213: „The occasional occurence of a median longitudinal ridge or vestigial keel on the Sternum." S. 116.

[3]) Nassonow, 1895, Nr. 480, Fig. 7, K. p. 3.

[4]) Parker, J., 1892, loco cit. Pl. XVII, Fig. 241, 243, 245, 246

[5]) Dames, W., 1884, S. 57, 58.

Vorfahrenreihe der jetzt lebenden Carinaten gehörig betrachtet wird,[1]) besass auch noch an einem jeden seiner drei Finger deutliche Reptilienkrallen.[2])

Die Krallenform der Straussenfinger verleiht der Hand desselben, noch bevor Federfluren vorhanden sind, ganz das gleiche Gepräge einer Scharrextremität wie es der Fuss besitzt. Bei der phylogenetischen Ableitung darf man daher auch nur davon ausgehen, dass der Flügel des Strausses und ebenso aller anderen Vögel sich aus Scharrextremitäten der Sauropsidenvorfahren entwickelt haben. Zur Erklärung dieser phyletischen Transformation dürften alle zur Zeit bekannten äusseren Momente, die hierbei in Frage kämen, wohl als ungenügend erachtet werden.[3]) Dass in der Jetztzeit eine fortgesetzt geübte Flugbewegung eine typische Scharrhand ohne Weiteres in einen Flügel umwandeln kann, dürften selbst die enragirtesten Vertreter mechanischer Ableitung nicht annehmen. Zweifellos ist es die primäre Ursache gewesen; es kommen jedoch noch Bedingungen hinzu, die wir zur Zeit noch nicht überschauen können. Von unserem modernen Standpunkte und selbst bei Berücksichtigung von Polar- und Aequatorialtemperatur immerhin sehr milden Klima der Erdoberfläche, sind wir gar nicht in der Lage zu entscheiden, in welcher Weise die früher höhere Temperatur, die andere Zusammensetzung und Sättigung der Luft, die energischeren Niederschläge und die in Folge dessen auch stärkeren elektrischen Potenzen in ihrer Gesammtheit auf das damalig noch junge organische Leben fördernd und ausbildend gewirkt haben. Es wäre daher auch durchaus voreilig und würde nur einen kurzsichtigen Standpunkt verrathen, wenn Jemand es unternehmen würde, die phylogenetische Entwicklung der Flügel und anderer Organe als eine von den äusseren Bedingungen ganz unabhängige rein blastogene Erscheinung zu deuten, weil die gemilderten Potenzen der Jetztzeit[4])

[1]) Dames, loco cit., S. 78, 79.

[2]) Dames, loco cit., Taf. I, S. 32, 33.

[3]) Auch einige andere in der Phylogenese sich abspielende regressive und progressive Processe können nicht ohne Weiteres oder nur theilweise auf direkt mechanische Momente zurückbezogen werden. Die allmälige Reduktion des Schwanzes bei vielen landlebenden Thieren ist eine direkte Folge des Ausfalles der Steuerfunktion und einer Nichtadaption an neue Aufgaben. Indessen bezieht sich dieser regressive Process nicht nur auf die eigentliche Schwanzregion, sondern greift auch in verschiedener Intensität auf die einzelnen Komponenten des distalen Körperabschnittes über. In der Lumbalregion gehen auch die Rippen zu Grunde, und das terminale Ende des Neuralrohres erfährt eine Minderung seiner ontogenetischen Entfaltung. Die regressiven Vorgänge an dem hinteren Körperende verlaufen bei den einzelnen Species in durchaus verschiedener und auch individuell verschiedener Intensität, jedoch bei allen nach dem gleichen gesetzmässigen Typus.

[4]) Die Geologie lehrt, dass in der Vorzeit alle physikalischen Erscheinungen viel mächtiger und elementarer waren (Vulkanismus in früheren Erdperioden). Auch

die kolossale Ausbildung des pflanzlichen und thierischen Lebens, die sich in der grossen Ueppigkeit und in den Riesenformen (Kohlenflötze — Dinosaurier) auszeichnete, ist ein weiterer Beweis, dass damals die Bedingungen zur Entwicklung günstigere waren als in der Jetztzeit, welche nur wenige Thierarten und erbärmlich kleine Lebewesen zu erzeugen im Stande ist. Schon K. E. v. Baer hat sich über diesen Punkt folgendermaassen geäussert: „Wir müssen also überhaupt, wie wir uns auch stellen mögen, zugestehen, dass in einer weit entlegenen Vorzeit eine viel gewaltigere Bildungskraft auf der Erde geherrscht habe, als wir jetzt erkennen, möge diese nun durch Umbildung der bereits bestehenden Formen oder durch Erzeugung ganz neuer Reihen von Formen gewirkt haben" (1864, S. 57).

Ich will diese Gelegenheit nicht vorbeigehen lassen ohne hervorzuheben, dass die von manchen Geologen geübte Bestimmung der Zeitdauer einer Erdperiode nach der Dicke der Sedimentschicht auf theoretisch unzutreffenden Voraussetzungen beruht. Für die Sedimentbildung bei Flussniederschlägen, zum Beispiel beim Nilschlamme, ist allerdings ein Durchschnittsmittel von 6—12 mm berechnet worden (G. Schweinfurth). Auf Grund desselben ist es möglich geworden, das Alter der Memnonssäulen, das Alter des ganzen Nildelta und beim Mississippi dasjenige seines Delta annähernd zu bestimmen. Für die Urmeere der Vorzeit kann dieses Beispiel keine Verwendung haben, denn es handelt sich nicht um annuelle periodische Zuschüsse, sondern um einen ganz konstanten Faktor. Die Urmeere sind Riesenbecken gewesen, die angefüllt mit verschiedenen Mutterlaugen waren. Es ist eine ganz bekannte Erscheinung, die an einem künstlich erzeugten chemischen Niederschlage stets von Neuem demonstrirt werden kann (z. B. beim Esbach'schen Albuminometer), dass die Mächtigkeit des in der Zeiteinheit gebildeten Niederschlages proportional ist dem Sättigungsgrade der Lösung. Die Niederschlagmenge kann in den ersten Minuten kolossal sein, um dann rapide abzunehmen, um nach Stunden kaum den hundertsten Theil des ersten Betrages zu liefern. Verallgemeinert man diese bekannte Thatsache auch auf die Erdsedimentationen, so ergiebt sich, dass die definitive Dicke der Schicht, falls keine anderen Anhaltspunkte vorhanden sind auch nicht den geringsten Anhaltspunkt bietet, selbst für eine annähernde Beurtheilung der Zeiten, welche nöthig waren um dieselben hervorzubringen. Die apodiktische Sicherheit, mit welcher bisweilen das Alter von Perioden auf diese Weise berechnet worden und auf tausende von Jahren angegeben wird, verräth Unkenntniss mit der Lehre von der Sedimentirungsgeschwindigkeit. Es ist unbekannt die Koncentration der Mutterlauge der Urmeere; es ist ferner unbekannt, ob dieselbe nicht durch fernere Lösungszuschüsse verstärkt oder durch Bindungen abgeschwächt wurden. Die damals herrschende Temperatur und die Wasserverdunstung sind gleichfalls nicht unwesentliche Faktore. Kurz, es dürften so gut wie alle Grundbedingungen fehlen, selbst zu einer nur annähernden Berechnung des proportional absteigenden Sedimentirungszuschusses. Ein Bekenntniss, dass es unmöglich ist, die damaligen Verhältnisse richtig zu bemessen, scheint mir gerechtfertigter zu sein als das Aufstellen und Wiederholen von vagen Jahreszahlangaben. Das von vieler Seite betriebene wissenschaftliche Augurenamt dürfte doch hierin zu weit getrieben sein. Treffend äussert sich über diesen Punkt Carl Vogt, er sagt: „Die Chemie namentlich lässt uns häufig jene allmälig wirkenden Kräfte erkennen, welche durch Summirung ganz kleiner Wirkungen erst nach langer Zeitdauer in die Erscheinung treten und für viele ausschweifende Theorien, welche durch üppig wuchernde Phantasie ins Leben gerufen wurden, giebt sie gewissermaassen die Lupe in die Hand, welche ihren Unwerth erkennen lässt" (1866, § 7, S. 6).

analoge Vorgänge wohl nicht mehr hervorzubringen im Stande sind. [1])

Vorstehende Ueberlegung verhindert mich auch, denjenigen Autoren Recht zu geben, welche eine primäre blastogene Phylogenese lehren. Allerdings handelt es sich auch in der Phylogenese, wie in allen Erscheinungsmanifestationen des All um eine gewisse Praedestination oder wie Leibnitz sich ausdrückt, um eine vorher bestimmte Harmonie der Sphären, insofern als ein jedes Atom je nach seiner Stellung im periodischen Systeme der Elemente eine specifische Affinitätenenergie besitzt. Die Gruppirung derselben aber zu Molekülen, Krystallen oder organischen Lebewesen, und die aus der Massenkorrelation derselben entstehende Form, ihr Vermögen Kräfte zu sammeln, aufzuspeichern oder zu verausgaben, ist ein Produkt der jeweilig obwaltenden Konkurrenz der Umstände oder wie Descartes sich ausdrückt, der „Gelegenheiten" und Bedingungen.

Die Transformation der Arten in der Phylogenese kann nur von dem Gesichtspunkte aus als eine evolutionistische bezeichnet werden, als es sich in ihr handelt um eine in den einzelnen Species, je nach den biologischen Verhältnissen und Nebenumständen abhängigen Ent-

[1]) Die Ursachen für das Rudimentärwerden der Straussenflügel liegen nicht ganz offen zu Tage, doch braucht man nicht gleich diese regressive Metamorphose als eine blastogene zu bezeichnen. Es ist möglich diese Erscheinung zu erklären, in Bezugnahme auf einige nachweisbare klimatische Aenderungen. Es ist wahrscheinlich, dass die von der Geologie als entschieden stärker und elementarer angenommenen Luftniederschläge, Regengüsse, Luftströmungen der Vorzeit, die mächtigen Vorfahren der Strausse und Dinornithiden längere Zeit von einer Ausübung ihrer kaum erworbenen Flugfähigkeit abhielten. In Folge dessen verfielen die Flügel derselben anfänglich einer individuellen Inaktivitätsatrophie, später einer phyletischen Atrophie, wie aus anderen Ursachen die vorderen Extremitäten bei den Fettvögeln (Pinguine und Dronten) eine ähnliche Degeneration eingingen.

Man kann annehmen, dass die Vorfahren der jetzigen Vögel entweder zu jener Zeit noch gar nicht Flugfähigkeit besessen haben und damals noch terrestrisches Leben führten, oder dass die Vorfahren der Carinaten in Folge ihrer kleineren Körperstruktur mehr geeignet waren ihr Fluggeschäft den klimatischen Hindernissen zu adaptiren und es gerade deswegen zu jener staunenswerthen Fähigkeit brachten, die wir bei den sturmtrotzenden Möven und Fregattvögeln mit Recht bewundern. Auch noch eine andere Erklärung ist möglich. Es ist bekannt, dass längere Zeit hindurch alle Lebewesen ihre Zuflucht in Höhlen suchen mussten, oder wie die Bibel sich poetisch ausdrückt, in der Arche Noahs lebten. Ein jedes Höhlenleben, wie es Apteryx noch heutzutage führt, bietet für die Ausübung des Fluggeschäftes bei so kolossalen Thieren wie Strausse, Dinornithiden, Palaeapteryx, Aepyornis, Meionornis, Megalornis, Macrornis, die grössten Schwierigkeiten. Kleinere Formen können sich jedoch in Höhlen nach Belieben tummeln. Man kann sich wohl vorstellen, dass die Vorfahren von Ratiten und Carinaten einträchtig in denselben Höhlen neben einander lebten, von denen die ersteren aus Raummangel ihr Fluggeschäft aufgaben, die letzteren dasselbe weiter ausübten. Noch heutzutage führen nicht nur Nachtvögel, sondern auch eine Reihe von Tagvögeln ein ausgesprochenes Höhlendasein (Südamerika, Humbold, Gould).

wicklung des allen Lebewesen in gleicher Weise zukommenden latenten Ausbildungsvermögens. Ebenso wie ein jeder Krystallsplitter in seinem Molekulargefüge schon die Vorbedingungen in sich enthält zur Hervorbildung einzelner grosser Krystallindividuen [1]) oder in dem Jupiter- und Saturnsbaume zu einer Reihe aneinanderhängender kleiner morphotisch selbstständig begrenzter Elemente.

Die Auslösung dieses latenten, auf molekularen Affinitäten beruhenden, Ausbildungsvermögens organischer Lebewesen, oder wie man zu sagen pflegt, die Entwicklung derselben kann nur beim funktionirenden Organe erfolgen, durch Anpassung an neue durch die Umgebung specialisirter gestellte Aufgaben. Eine Entwicklung oder Epigenese erfolgt nur in der individuellen Phylogenese und wird erst von derselben aus durch Vererbung dem werdenden Keime vorgeschrieben. Die embryonale Ausbildung hingegen ist unter physiologischen Bedingungen ein für ein jedes Individuum durch seine Vorfahrenentwicklung normirter und speciell präformirter Vorgang und darf daher auch nur als eine individuelle Entfaltung gedeutet werden (S. 123).

Entwicklung und Entfaltung oder Epigenese und Evolution sind nicht Gegensätze wie so häufig gelehrt worden ist, sondern Aeusserungen ein und derselben Tendenz. Die ontogenetischen Evolutionen sind nur Folgeerscheinungen phyletischer Epigenese, welche wiederum an und für sich nur eine specialisirte Evolution der den Individualreihen integrirenden, molekularen Energien und Affinitäten ist. Das was in früheren Erdperioden Epigenese oder wie man sie auch nennen kann, phyletische Evolution war, ist heutzutage ontogenetische Evolution geworden. Die Ansammlung von Energien, die heutzutage noch von einem jeden einzelnen Individuum dem unorganischen Leben abgerungen werden muss (S. 124), diese individuelle Plusepigenese (S. 125) wird, sobald sie für die Phylogenese verwerthbar geworden ist, in späteren Erdperioden bei den Nachkommen als ontogenetische Evolution in accelerirter Form erscheinen. Allerdings gewinnen individuelle Vervollkommnungen, sei es eine Weiterentwicklung dieses Organs oder funktionelle Atrophien derselben, nur sehr allmählich vererbbaren Bestand. Es gehören Erdperioden dazu um Organe auszubilden und ebensolange Zeiträume um ausrangirte Skeletstücke auch aus der Ontogenese verschwinden zu machen.[2])

---

[1]) Rauber, 1896. Die Regeneration der Krystalle, S. 68.

[2]) Ein sehr interessantes Beispiel hierfür liefern die Flügel der fossilen Vögel. Der linke Flügel von Ichthyornis victor ist im Allgemeinen so wohl konservirt, dass er uns in die Möglichkeit versetzt, die Zahl seiner Finger zu beurtheilen. Die von Marsh (1880) auf Tafel XXXIV gegebene Abbildung zeigt drei deutlich von einander unterscheidbare Metacarpalien. Ebenso wie bei den jetzigen Vögeln bildet

Vom Standpunkte der mechanischen Weltanschauung muss eine jede embryonale Entfaltung auf atavistische Momente der Vorzeit zurück geführt werden. Auch die fälschlicher Weise als primär blastogen bezeichneten Erscheinungsformen der Ontogenien sind palaio-atavistische Acquisitionen, deren Nachweis als solche erschwert und oft nicht mehr möglich ist, weil die biologischen Bedingungen, unter welchen dieselben in der Phylogenie zu Stande kamen, der Jetztzeit fremd sind. Wohl aber tritt die durchaus enge Verknüpfung der Ontogenien mit ihren Phylogenien auf das prägnanteste hervor bei den neoatavistischen zeitlichen Modifikationen bedingt durch Acceleration und Retardation des Entfaltungsganges bei homologen Organen verschiedener Species.

Die palingenetische Retardation führt in ihren Konsequenzen zu einer verspäteten, die palingenetische Acceleration zu einer verfrühten histologischen Differenzirung. In Folge dessen erscheinen homodyname Organe, z. B. die einzelnen Fingerstrahlen bisweilen auf einer verschiedenen Ausbildungsstufe stehend. Einzelne können noch vorknorpelig sein, indessen andere bereits Knorpelintercellularsubstanz gebildet haben. Der specielle Befund bei den verschiedenen Thierspecies und in den einzelnen Extremitätenstadien kann ein durchaus verschiedener sein und ist wechselnd je nach dem Grade von Rück- oder Ausbildung. Es darf daher ein solcher ontogenetischer Einzelbefund nicht — wie so sehr häufig geschieht — ohne Reservation direkt ins Phyletische übertragen und als genaue Kopie der Ahnenform bezeichnet werden, sonst käme man zu ganz absurden und mit den Anschauungen über die Blutsverwandtschaft aller Lebewesen ganz unvereinbaren Resultaten.

Auch an der Aussenfläche treten die Finger in verschiedener Reihenfolge auf, je nachdem welcher Finger sich zuerst entfaltet. Bei der Hand von Triton ist es der erste und zweite Finger, bei dem Fusse derselben Species die zweite Zehe; der Vogelflügel entfaltet zuerst seinen dritten, die Artiodactylen ihren dritten und vierten Strahl, der Frosch den dritten, vierten und fünften. Die übrigen Finger werden erst später auch äusserlich sichtbar. Dieses scheinbare Nacheinander in der Ontogenese muss, insofern es sich um verschieden rasche Entfaltung gleichzeitiger und gleichwerthiger Anlagen handelt, als ein Pseudonacheinander bezeichnet werden.

der mittelste Strahl die eigentliche Achse des Flügels. Auch der Archaeopteryx hatte eine reducirte Hand. (Dames 1884:) Der in allen seinen Theilen auf das schönste erhaltene Flügel des Berliner Exemplars besitzt auch nicht mehr wie drei Finger (loc. cit. Taf. I Text S. 59). Trotzdem also die im Jura und in der Kreide lebenden Vorfahren der jetzigen Vögel schon beträchtlich reducirte Flügel besassen, wiederholen dennoch die Embryonen der Carinaten (nach Elisa Norsa 1894) und Ratiten (vorliegende Arbeit) noch heutzutage die pentadactyle Form ihrer Sauropsiden-Vorfahren. Weiteres hierzu auf S. 136, Anmerkung.

Wir kommen also zu dem Resultate, dass die Acceleration und Retardation in ihren Folgezuständen die embryonalen Entfaltungen beeinflusst und zu Neuänderungen oder kainogenetischer Veränderung Veranlassung werden kann. Die regelmässige Verknüpfung von regressiver und progressiver Entwicklung mit der Acceleration und Retardation der Entfaltungen beweist, dass dieselben ganz gesetzmässige an und für sich durchaus palingenetische, jedoch einen jeden einzelnen Embryo verschieden gestaltende Entfaltungsenergien sind. Von diesem Gesichtspunkte betrachtet, sind **die Acceleration und Retardation der Entfaltung auch nichts anderes als Ausdruck der embryonalen Kainogenese.**

Insofern als die embryonale Kainogenese nur ein direkter gesetzmässiger Ausfluss phyletischer Entfaltungsenergien ist, dürfte es auch ganz ungerechtfertigt sein, wenn man — wie bisweilen geschehen ist — dieselbe als Fälschungen bezeichnet hat (S. 5. 6). Die Kainogenese ist vielmehr eine durch die verschieden aufgespeicherten Entfaltungsenergien bedingte Alteration des individuellen Embryonalbildes, welche demselben je nach dem Vorwalten der vermehrten oder verminderten Entfaltungsenergie ein neues aber für eine jede Art konstantes Gepräge verleiht. Die einer jeden Species eigenartigen Befunde verbieten das Gesammtbild eines solchen Stadiums direkt ins Phylogenetische auszulegen.

Jede einzelne Phase für sich, in welcher die Komplexkomponente eines solchen Organes sich befindet, ist an und für sich ungetrübte Palingenese und wiederholt die Phylogenese in minutiösester Weise. Man kann daher die embryonale Kainogenese definiren als eine aus funktionell phyletischen Gründen erfolgende, für eine jede Art bestimmte Neugruppirung der Entfaltungsphasen aller Organe.[1]) Insofern als dieselbe sich aus Abänderungen in der Phylogenese ableitet, kann man sie auch als atavistische Form bezeichnen.

Die zweite Art der embryonalen Abänderungen leitet sich ab von den grob mechanischen Korrelationsverhältnissen zwischen dem wachsenden Organismus und seiner Umgebung. Bei niederen Thierformen ist die Embryonalzeit relativ kurz, zweitens entfalten sich ihre Nachkommen getrennt von den Elterthieren, drittens erfolgen alle diese Metamorphosen in einem leicht flüssigen Medium (Wasser und Luft). Aus diesen Gründen spielt auch bei niederen Lebewesen die grob mecha-

[1]) Die kainogenetische Abänderung eines ontogenetischen Stadiums kann sehr eigenartige Bilder ergeben, denn bald spielt sich an der einen Komponente eine regressive, an einer anderen desselben Organes eine progressive Entfaltung ab. Der Daumen des Menschen gehört in die Kategorie dieser Organe. Er ist regressiv insofern als bei ihm die Reduktion der Phalangen bereits eine stärkere ist als bei den übrigen Fingern. Er muss jedoch in anderer Hinsicht auch als progressiv bezeichnet werden, weil die restirenden eigentlichen und die als Metacarpus primus unterschiedene Phalanx bei ihm ein prononcirtes Dickenwachsthum einschlagen.

nische Abänderung der Ontogenese nur eine untergeordnete Rolle und kommt wesentlich nur bei rigiden Eischaalen alecithaler Formen in Betracht. Anders verhält es sich bei den höheren Vertretern. Deren Nachkommen entfalten sich ausnahmslos unter abgeänderten Lebensverhältnissen. Die Sprösslinge der Säugethiere bilden sich aus als veritable Parasiten an oder in den Mutterthieren. Die Embryonen von Vögeln und Reptilien sind von einer mehr oder weniger festen Eiweisshülle umgeben und erhalten ausserdem noch eine durch die verlängerte Embryonalperiode nothwendig gewordenes Quantum von Nahrungsstoffen. Die Embryonen aller Sauropsiden haben schon in der ersten Entfaltung den Gegendruck der zähen Eiweisshüllen zu überwinden. Alle diese komplicirten circumfötalen mütterlichen Medien und Hüllen bewirken gerade bei den höheren Thieren starke Grade von mechanischer Beeinflussung. Es wird ausnahmslos von allen Autoren zugestanden, dass die Ontogenien aller lecithalen Keime, durch die verschiedene Dotteransammlung weitgehende Abänderung erfahren. [1])

Eine der auffälligsten Erscheinungen der mechanischen Kainogenese ist die Zweitheilung der Herzanlage bei Amnioten. Die Amphibien besitzen nach Rabl [2]) noch eine palingenetische einheitliche Anlage des Herzens. [3]) Bei den in Folge der Dottermassen kainogenetisch flächenhaft ausgebreiteten Keimen der Sauropsiden und den gleichfalls von oviparen Ahnen sich ableitenden Säugethieren sind die Anlagebezirke des Herzens noch zu einer Zeit getrennt, in welcher die Entfaltung dieser Anlagen bereits begonnen hat. In Folge dessen erscheint, wie bekannt, bei solchen Species die Anlage des Herzens paarig. Nach Verminderung des anliegenden Dotters und Verflüssigung desselben zu einer weissgelblichen Zone tritt auch eine Abnahme der Flächenspannung ein und es berühren sich die beiden Kopfdarmfalten. Erst hierdurch kommen die ursprünglich zu einander gehörigen Bezirke der Herzanlage wieder neben einander zu liegen und durch Verschmelzung derselben wird erst der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt. Derartige kainogenetische Spaltungen eines einheitlichen Anlagebezirkes bezeichne ich als kainogenetische Zerlegung einer Embryonalanlage. [4])

Die für die Species charakteristische und daher auch für ein jedes Embryonalstadium normirte Masse des Dotters und die durch die

---

[1]) Rabl, 1892. Samassa, 1895, 1896, I. II. Eine ausführliche Aufzählung einschlägiger Abänderungen auf S. 7.

[2]) Rabl, 1886.

[3]) Hertwig 1890, S. 457.

[4]) Dieselbe bietet in der Form ihres Verlaufes das direkte Gegenstück zur sogenannten Connascenz. Letztere beruht, wie ich auf S. 69 nachgewiesen habe, auf einer frühzeitigen Verschmelzung zweier morphologisch verschiedener und vorknorpelig auch noch gesonderten Skeletanlagen.

Embryoorgane [1]) bedingte Abänderung der Umgebung ist von der phyletischen Entwicklung vorgeschrieben und deshalb gehört auch die durch dieselbe hervorgerufene embryonale Kainogenese in die Rubrik der neoatavistischen Transformation.

Die eigentliche atavistische Kainogenese wird auf dem subtilen Wege der Vererbung von den Elterthieren auf den Keim übertragen. Die korrelative, grobmechanische, aus lokalen Ursachen sich ableitende Abänderung der Einzelontogenie wird in allen sie bedingenden Komponenten wie Dotter, Uterus, Eihüllen u. s. w. ausschliesslich und allein vom mütterlichen Organismus geliefert. Ich sehe mich deshalb veranlasst, die direkte Abänderung einer jeden Individualentfaltung noch besonders als metrothene Kainogenese zu unterscheiden (*μητρόθεν*).

Sonstige principielle Unterschiede bestehen zwischen beiden Arten der Kainogenese nicht, denn sowohl die metrothene als auch die atavistische Form derselben sind in allen ihren Manifestationen wie Distribution der Anlagen, Konnascenz, Verlangsamung und Beschleunigung der Entfaltung ganz gesetzmässige Folgeerscheinungen der in der Phylogenese höherer Thiere eine specialisirtere Ausbildung erreichenden Organisation derselben. [2])

---

[1]) Haeckel, E., 1895, S. 38: „Keimorgane" als Gegensatz zum „Dauerleib oder Menosoma".

[2]) Der Nachweis, dass die Kainogenese ein durchaus geregelter Process ist, benimmt derselben den bisher mit Unrecht geführten Ruf einer ungewöhnlichen Erscheinung. Die Verschiedenartigkeiten der Ontogenien sind ihres befremdlichen Charakters entkleidet und gewinnen, falls metrothene Abänderung ausgeschlossen werden kann, den Werth unbedingt palingenetischer Thatsachen und gestatten als solche einen präcisen Einblick in die Phylogenese des Individuums. Jedoch nur derjenige ist in der Lage die wechselnden Ontogenien richtig zu deuten, welcher als Maassstab für seine Beurtheilungen den mühevollen Weg der Vergleichung einschlägt. Eine beliebig festgestellte Organentfaltung bei einer einzigen Species gestattet nur sehr geringe Rückschlüsse auf seine Phylogenese, denn es liegt nicht ohne Weiteres zu Tage, ob derselben ein palingenetischer oder metrothen-kainogenetischer Process zu Grunde besteht.

Am allerleichtesten gelingt der Nachweis einer palingenetischen Retardation. Schon allein die Vergleichung der Genese von bleibenden und ihnen homodynamen aber regressiven Organen, bisweilen schon bei einer einzigen Species, oft auch bereits bei einem einzigen Embryonalstadium ermöglicht ein Zurückbleiben der letzteren zu erkennen. Jedoch auch die bleibenden Organe zeigen in den verschiedene Klassen relative zeitliche Unterschiede und es gehört zu den schwierigeren Aufgaben, dieselben in ihrer Bedeutung zu präcisiren.

Zeitliche Unterschiede sind Relativbegriffe und können daher auch je nach dem Ausgangspunkte verschieden beurtheilt werden. Ein und dieselbe Erscheinung kann bald als ein Voraneilen, bald auch als ein Zurückbleiben aufgefasst werden, je nachdem man den Zeitpunkt der Orthochronie festsetzt. Sichere Anhaltspunkte zur Erkenntniss der Orthochronie treten bei blosser Beachtung der Ontogenien durchaus nicht zu Tage und es entsteht ein Dilemma, welches durch Kenntniss selbst aller Ontogenien der Jetztzeit nicht gelöst werden kann.

Diese Deutung wird jedoch eine relativ leichte und sichere, wenn man die

bisherigen Ergebnisse der anderen Disciplinen mit berücksichtigt. Die vergleichende Anatomie ist allein in der Lage unter den bleibenden Organen der Jetztzeit die konservativen Formen, welche nur wenig oder unverändert von niederen Zuständen bis in die divergentesten Nachkommenzweige vererben, zu unterscheiden von solchen Organen, die in der Reihe der Vertebraten eine progrediente Umgestaltung und Weiterentwicklung erfahren haben. Führt man diese Unterscheidung durch bei Beurtheilung der verschiedenen Ontogenien — wie ich es in vorliegender Arbeit gethan habe — dann ergiebt sich auf das überzeugendste, dass beide Gruppen der bleibenden Organe sich mit einer verschiedenen Intensivität entfalten. Geht man hierbei von der logischen Voraussetzung aus, dass die konservativen Organe sich orthochron entfalten, so folgt daraus ohne Weiteres, dass die progredienten Organe sich accelerirt entfalten.

Der im vorstehenden Passus niedergelegte Gedankengang war mir bei allen meinen Schlussfolgerungen ein sicherer Leitpfad. Er beweisst, dass die theoretische Tragweite der Ontogenese **nur** auf dem Wege der Vergleichung in ihrem Umfange erkannt und gewürdigt werden kann. Die Missachtung der vergleichenden Disciplinen bei den modernen Auslegungen muss als eine willkürliche bezeichnet werden, welche unter dem Anscheine von Wissenschaftlichkeit oft nur Ausfluss einer ganz ungebührlich zügellosen Subjektivität ist. Wie sehr bei der Auslegung der Ontogenien das subjektive Moment, selbst bei den hervorragendsten Forschern eine Rolle mitspielt, beweist folgender Fall. Ein durch seine specifisch embryologische Richtung berühmter Gelehrter, giebt an, dass bei der Species z die Organe x aus den Organen y entstehen. Er baut daraufhin ein gar zierliches Hypothesengebäude und sucht auf Grund desselben die ganze Morphologie zu reformiren. Alle zahlreichen Nachuntersucher konnten sich aber nur davon überzeugen, dass bei den Embryonen derselben Species z ganz ausnahmsweise die Organe y später entstehen als die Organe x, oder mit anderen Worten, dass x gar nicht von y abstammen kann, womit das ganze viel citirte und bewunderte Hypothesengebäude zusammensinken muss. Von der Verwerthung ontogenetischer Einzelbefunde kann gewissermaassen dasselbe behauptet werden, was Süssmilch, der Vater der Statistik, von den statistischen Zahlen gesagt hat. Es sind Landsknechte, die für denjenigen kämpfen, in dessen Sold sie stehen (1756).

Das Zugeständniss, dass die Ontogenien oft gar keinen Schluss über das phyletische Alter der einzelnen Organe zulassen und dass das Studium der Embryologie allein über dieses Dilemma nicht hinweghelfen kann, mindern nicht den absoluten Werth der ontogenetischen Forschung. Die strikte Abhängigkeit der Deutung embryologischer Befunde von der vergleichenden Forschung kann die Embryologie nicht auf die Stufe eines Aschenbrödels unter den morphologischen Disciplinen herabdrücken. Der unabstreitbare Vorzug der vergleichenden Anatomie beruht darauf, dass dieselbe über die unzweideutigen fertigen Typen verfügt und es ihr ein Leichtes ist, zu entscheiden, ob ein Organ ein ursprüngliches, regressives oder progressives ist. Nur dieser allgemeinen Kenntniss bedarf die Embryologie als einzige Richtschnur, um dann von sich aus den hypothetischen Konstruktionen der vergleichenden Forschung durch Vorführung einer Individualentfaltung den Werth realer Vorgänge zu verleihen und die Details der Phylogenese einer jeden Species für sich zu bestimmen. Ohne vergleichende Forschung ist eine Verwerthung der Embryologie nur ein Herumtappen mit verbundenen Augen, ein Herumtasten nach festen Anhaltspunkten. Erst nach Gewinnung eines durch die Vergleichung geklärten Standpunktes kann die Embryologie als specifisch biologische Wissenschaft sich aufschwingen zu einer sicheren Beurtheilerin aller morphologischen Disciplinen.

Morpho- und histogenetische Fragen.

Das von mir nachgewiesene Axiom, dass, unter dem Einflusse der Funktion, progrediente Organe sich in der Ontogenese accelerirt ausbilden (S. 99), gewährt die Handhabe, mehrere allgemeine Erscheinungen der Ontogenese auf ihre kausalen Momente zurückzuführen. Ein Beispiel hierfür bietet die ontogenetische Gliederung der Extremitätenplatte.

Gegenbaur [1]) hat bewiesen, dass bei den Differenzirungserscheinungen im Gliedmaassenskelette der Selachier die ursprünglich einfachen Knorpelstäbe sich in Folgestücke gliedern. Auch v. Rautenfeld [2]) betrachtet die Quergliederung der Radien bei den Accipenseriden als sekundäre Vorgänge. Nicht anders verhält es sich in der Ontogenese aller übrigen Vertebraten; stets legt sich das Extremitätenskelet als eine ganz einheitliche Zellenplatte an, welche für gewöhnlich als Vorknorpelgewebe bezeichnet wird. Das spätere Bild einer Gliederung wird dadurch hervorgebracht, dass in diesem einheitlichen Blasteme an gewissen Stellen Wachsthumscentren hervortreten, in welchen das kleinzellige Gewebe eine lokal accelerirte Differenzirung aufweist. Im Vergleiche zu dem mehr indifferent bleibenden, später perichondrischen Gewebe, bekunden diese centrirten Wucherungen eine progrediente Entfaltung, die sich äussert in einer frühzeitigen histologischen Differenzirung zunächst zu Knorpel- später zu Knochenkernen. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Das in der Ontogenese auftretende Bild des Hervortretens von Knorpelkernen in einem einheitlichen Extremitätenplattenblasteme ist nur der Ausdruck für die auf bestimmte Lokalbezirke konzentrirte Entfaltung des Skeletsystemes.

Suchen wir jetzt nach kausalen Momenten, welche in der individuellen Phylogenese eine lokalisirte Entfaltung des Skeletsystems hervorzubringen im Stande sind, so finden wir in den sogenannten späten Epiphysenossifikationen derartige Gebilde, deren mechanische Ableitung sich ganz von selbst ergiebt. Es handelt sich um Ossifikationskerne, die erst im postembryonalen Leben zu Tage treten. Sie finden sich z. B. in den

Crista iliaca.
Spina iliaca anterior superior.
— — — inferior.
— — posterior superior.
Tuberculum pubicum.
Spina ischiadica.
Eminentia iliopectinea.
Tuber ischii.
Trochanter major.
Trochanter minor.
Tuberculum majus humeri.
— minus —.
Epicondylus medialis humeri.
Trochlea humeri
u. s. w. u. s. w.

[1]) Gegenbaur, 1870a. Bd. V, S. 436b.
[2]) Rautenfeld, Dissertation 1882, S. 37.

Man könnte meinen, dass es sich in ihnen vielleicht um retardirte Ossifikationen rudimentärer Skeletabschnitte handle. Bei den Extremitäten wäre eine solche Deutung auch nicht a priori auszuschliessen. Das Vorkommen derselben am Beckengürtel lässt hingegen eine solche Auffassung als gänzlich unstatthaft erscheinen. Die vergleichende Anatomie des Beckengürtels ist so weit geklärt, dass man mit grösster Bestimmtheit behaupten kann, dass demselben eine gemeinsame Anlage und nur drei selbstständige Knorpelkomponenten zu Grunde liegen. Selbst wenn man für je einen Knorpelkern, je einen Diaphysenknochenkern und zwei Epiphysenkerne annimmt, so würde die Zahl von neun typischen Ossifikationen noch keineswegs genügen, um die unvergleichlich grössere Zahl der thatsächlich am Beckengürtel vorkommenden Ossifikationen zu deuten. Die Ossifikation in der

Spina iliaca anterior superior
— — — inferior
— — posterior superior
Tuberculum pubicum
Spina ischiadica
Tuber ischii
Eminentia iliopectinea

würden immerhin noch einer Erklärung ermangeln. Hingegen ist längst bekannt, dass alle diese Ossifikationen starken Muskelgruppen zum Ansatze dienen. Diese strengen Beziehungen zum Muskelsysteme weisen schon an und für sich auf mechanische Momente hin. Ausser jeden Zweifel wird jedoch diese Voraussetzung erhoben, wenn man in Erwägung zieht, dass diese späten epiphysären Ossifikationen erst zu jener Zeit aufzutreten pflegen, wann die Muskulatur ihre funktionelle Bethätigung auszuüben beginnt. Es ist daher anzunehmen, dass der Muskelzug es ist, welcher das Auftreten von Knochenkernen in seinen Ansatzgebieten begünstigt. Wie diese Korrelation zwischen histologischer Entfaltung und Funktionsleistung im Speciellen verläuft, mag von Seiten der Histologen entschieden werden. Dass jedenfalls streng mechanische Momente bei der histologischen Differenzirung der Skeletogenese vorwalten, haben die grundlegenden Arbeiten Strasser's für die Vorknorpelstufen ausser Zweifel gesetzt. Nackten Thatsachen gegenüber können auf die Dauer theoretische Bedenken nicht Stand halten.[1]) Auf Grund der oben nachgewiesenen Korrelationen zwischen Muskelansatzstelle und Hervortreten von Ossifikationskernen bin ich zu der Behauptung gezwungen, dass die Funktion und zwar in diesem Falle die Stemmfunktion gegen Muskelzug nicht nur die bekannte formative Wirkung, sondern auch einen

[1]) Wenn eben Theorien mit Thatsachen nicht übereinstimmen, dann tritt die Nothwendigkeit heran, die ersteren zu modificiren. Thatsachen sind sacrosankt und lassen sich nicht aus der Welt schaffen.

histologisch differenzirenden Einfluss auf das Skeletsystem ausübt.

Das was für die Neuzeit und die Differenzirung des Knochens in den Muskelansatzstellen gilt, muss auch in der Vorzeit gegolten haben für die Differenzirung des Knorpels aus dem sogenannten Vorknorpelstadium.

Es ist ein Grundergebniss der vergleichenden Anatomie, dass das Muskel- und Skeletsystem ursprünglich zwei durchaus verschiedenen Gebieten angehörten, von denen das erste eine uralte, das letztere eine relativ recente Bildung ist. Beziehungen zwischen Muskulatur und Skelet sind bekanntlich erst sekundäre Erscheinungen. Es lässt sich unschwer nachweisen, dass erst in Folge dieser Verknüpfung das Skelet seine Entfaltung erreicht. Bei Amphioxus und Petromyzon ist erst ein ganz kleiner Theil der Muskulatur in Beziehung zum Skelet und zwar zum Visceralskelet getreten. Gerade dieser Abschnitt gewinnt hierdurch, mit Ausnahme des von den Evertebraten ererbten Chordaskeletes, einen höheren Grad von histologischer Ausbildung. Bei den Gnathostomen ist die Verbindung von Muskulatur und Skelet eine sehr verbreitete geworden. Wir finden auch bei dieser Gruppe, (mit Ausnahme der Hautmuskeln), dass ganz allgemein gerade die Stellen des Skelets, an welche Muskeln angeheftet sind, auch bereits zu Knorpel- und Knochengewebe umgewandelt vorliegen.

Eine gleiche Abhängigkeit der Skeletentfaltung von der Muskulatur, wie wir sie soeben in der Phylogenese kennen gelernt haben, tritt auch in der Ontogenese mit gleicher Schärfe entgegen.

Nach den sehr ausführlichen Untersuchungen von Mollier (1893) wachsen die dorsalen und ventralen Muskelsprossen in die Extremitätenanlage hinein noch bevor das Skelet seine vorknorpelige Stufe überschritten hat. Erst nachdem ein jedes Myotom im Bereiche der Extremitätenanlage sich in vier Knospen getheilt hat, welche sich in ebenso viele Muskelbündel umgewandelt haben[1]) und breite Anastomosen in ihren basalen Enden eingegangen sind[2]), „tritt auch die Skeletbildung in Erscheinung“[3]). welche bis dahin ein „in der Flossenbasis gelegene, noch nach keiner Seite scharf begrenzte, kontinuirliche Zellenspange war“.[4]) Sodann tritt die Muskulatur an zwei Stellen mit dem Vorknorpelskelet in Beziehung und zwar sowohl in dem basalen wie auch peripheren Theil derselben. Erst hierauf gliedert sich das Skelet in Gürtel und freie Extremität.[5]) In all den

[1]) Mollier 1893, S. 25.
[2]) l. c. S. 26.
[3]) l. c. S. 28.
[4]) l. c. S. 30.
[5]) l. c. S. 64, Schema A, B, C.

citirten Befunden Mollier's liegt der Beweis, dass der Anstoss sowohl zur Skeletentfaltung, als auch speciell zu einer Gliederung in Gürtel und Extremität sich von dem Ansatze der Muskulatur herleitet.

Falls eine solche Voraussetzung zutreffend ist, dann muss man weiterhin verlangen, dass ebensoviel Skeletstücke zur Entfaltung gelangen, als Muskelabschnitte vorhanden sind. In der That haben die Untersuchungen Dohrn's (1884) den Nachweis geliefert, dass bei Selachiern zwischen je zwei Muskelknospen ein Knorpelstrahl zur Anlage kommt. Die primären Muskelknospen gliederten sich in der Phylogenese, wohl in Folge ihrer Funktionen, in Sekundärbündel. Gleiche Gliederungen treten auch in der Ontogenese auf und es darf wohl angenommen werden, dass entsprechend denselben auch der sekundäre Querzerfall der Skeletstäbe erfolgt, ebenso wie nach der Zeichnung von Mollier, aus dem gleichen Grunde (Muskelgliederung), das Basale gegen seinen Gürtel an Selbstständigkeit gewinnt. Die Annahme, dass in einer vorknorpeligen Extremitätenplatte ohne jeden äusseren Grund isolirte Knorpelstücke auftauchen können, steht mit den sonstigen Ergebnissen der entwicklungsmechanischen Forschung im direkten Widerspruche. Eine solche Deutung ist auch gar nicht nothwendig, denn es ergiebt sich ganz von selbst, dass alle diejenigen Partien, an welche sich (in der Phylogenese) die primitiven Muskelbündel ansetzten, auch hiermit eine Plusfunktion übertragen bekamen. Eine jede Steigerung der Funktion ist aber, wie die physiologische Funktionshypertrophie lehrt (S. 125), mit einer Weiterentwicklung dieses Abschnittes verknüpft. Berücksichtigt man diese empirische Erfahrung, so ergiebt sich ganz von selbst, dass die stärker stemmfunktionirend wirkenden Skeletpartien sich auch stärker und höher entfalten mussten als die von Muskelansätzen nicht betroffenen Zwischenzonen. Eine solche, auf bestimmte Lokalbezirke begrenzte höhere histologische Differenzirung musste aber in der Phylogenese, ebenso wie man es noch heutzutage in der Ontogenese verfolgen kann (Mollier), zu einer sekundären Gliederung sei es der vorknorpeligen oder knorpeligen Extremitätenplatte, in einzelne von der Chondrifikation oder der Ossifikation bevorzugte Provinzen führen.[1])

[1]) Die von mir vorgeschlagene Ableitung der Skeletgliederung von einer durch vermehrte Funktionsleistung angeregten histologischen Differenzirung scheint mir allen thatsächlichen Verhältnissen mehr Rechnung zu tragen, als die von anderer Seite theils direkt ausgesprochene oder nur versteckt angedeutete Hypothese einer durch Muskelzug bedingten sowohl ontogenetischen wie auch phylogenetischen Frakturirung von Skeletstücken oder Skeletplatten. Eine solche Annahme einer Frakturirung oder sei es auch nur einer allmählichen durch Lockerung verursachten Unterbrechung eines Skeletstückes liegt immer die Vorstellung eines mehr oder weniger gewaltsamen Vorganges zu Grunde, welche auch nur schwer mit dem ruhigen

Auf Grund dieser Ueberlegung und der von Mollier publicirten Befunde stehe ich auch nicht davon ab, zu behaupten: dass ein jeder Skeletknorpel phylogenetisch aufgefasst werden muss als eine histologisch höher differenzirte und auch in Folge dessen zu einer gewissen Selbstständigkeit gegenüber ihrer Umgebung gelangte Ansatzstelle eines primitiven Muskelbündels. [1])

Die Thatsache, dass bei den höheren Vertebraten viele Skeletstücke nicht zu Muskelansätzen dienen, spricht nicht gegen deren myogene Ableitung. Es ist ganz bekannt, dass ebenso wie die Muskulatur ihr ursprüngliches Ansatzgebiet, das Integument, verlässt, um sich mit dem Innenskelet zu verbinden, diese neue Verbindung keine dauernde geblieben ist. Muskelansätze wechseln in den einzelnen Klassen und selbst Species ständig unter dem stets neuen Wechsel der Funktion. Die grundlegenden Untersuchungen von Gegenbaur [2]) und seiner Schüler Fürbringer, [3]) Ruge, [4]) Gadow [5]) und Anderer haben den systematischen Beweis geliefert, dass Muskelabwanderungen zu den typischen Erscheinungen der phylogenetischen und individuellen Entwicklung gehören. In Folge dessen gewinnen manche Skeletstücke neue Verknüpfungen zu ursprünglich ihnen fernen und fremden Muskelgruppen. Andere Skeletstücke hingegen werden von Muskelansätzen entblösst. Ausserdem verlieren viele Knochen ihre Muskeln durch das Zugrundegehen der letzteren. Das Radiale externum besitzt nach den Untersuchungen von Albertina Carlson anfänglich Muskelbündel, die erst in der späteren Ontogenese schwinden. Mehrere Tarsalelemente des Menschen besitzen noch heutzutage Beziehungen zu Muskelansätzen, was bei den Carpalien nur in viel geringerem Grade der Fall ist. Im Hinblick auf die Selachierembryonen dürfte der muskellose Zustand einzelner Skeletstücke bei den höheren Vertebraten gleichfalls als eine sekundäre Erscheinung aufgefasst werden. Ein Gleiches gilt auch für die bei mensch-

---

Dahinströmen und dem langsamen Zu- und Abschwellen aller vitaler Lebensvorgänge in Einklang zu bringen ist.

[1]) Ein jeder Knorpelkern eines langen Röhrenknochens (Femur, Humerus, Vorderarm und Vorderbeinknochen) ist ursprünglich nur sehr kurz (S. 59) und repräsentirt nur die knorpelige Anlage für das Diaphysenstück (Emys, Struthio). Auf Grund dieses Befundes kann ich den obigen Satz auch folgendermaassen fassen: Ein jeder jetzt Diaphyse genannter Skeletabschnitt ist die ursprüngliche Ansatzstelle der primitiven Muskulatur. Die in der Ontogenese bis zur Pubertät auftauchenden Epiphysenkerne sind phylogenetisch jüngeren Datums und haben sich erst herausgebildet unter dem Einflusse der in recenterer Zeit eingetretenen Vertheilung der Muskelansätze.

[2]) Gegenbaur, 1889 b.

[3]) Fürbringer, 1876, 1886.

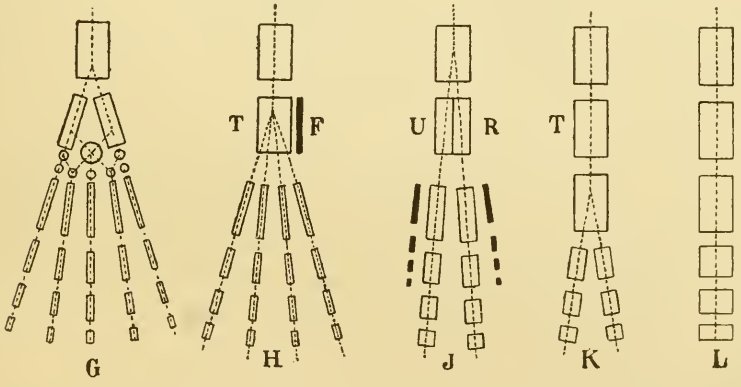
[4]) Ruge, 1878a, b, 1895, 1896.

[5]) Gadow, 1882a, b.

lichen Embryonen nach den Untersuchungen von THILENIUS (1895) noch in der Zehnzahl vorhandenen metacarpo-phalangealen Sesamknorpel. Der Umstand, dass wir in der Ontogenese der Säuger keine Muskelverknüpfungen mit den Sesambeinen mehr finden, ist noch kein Beweis, dass solche nicht früher in der Phylogenese bestanden haben. Bei solchen Deutungen können nur vergleichend-anatomische Gesichtspunkte maassgebend sein. Der ontogenetische Nachweis ist auch gar nicht einmal wahrscheinlich. Sesambeine sind bis auf wenige rudimentäre und beim Menschen funktionslose Stücke. Eine primäre, nach Schwund oder Abwandern des Muskels eintretende Funktionslosigkeit setzt aber noch keineswegs einen gleichzeitigen Schwund seines Skeletstückes voraus. Im Gegentheil, es entspricht vielmehr allen theoretischen Vorstellungen, dass in diesem Falle Skeletstücke den Muskelschwund in der Phylogenese überdauern. Dieses ist aber auch gerade der ontogenetische Befund, wie er von THILENIUS (1896) beim Menschen und von RETTERER (1885) bei den Säugethieren gesehen worden ist.

Bei myogener Ableitung des Skeletsystems muss man alle von Muskelansätzen freien Stücke als ihrer ursprünglichen Funktion beraubt betrachten. Solche Skeletstücke verfallen auch dem Rudimentärwerden, wenn nicht unter günstigen Umständen die erst bei Landthieren neu auftretende Stützfunktion dieselben zu einer neuen und theilweise hohen Ausbildung brächte.

In Folgendem will ich den Beweis erbringen, dass gerade die Stützfunktion es ist, welche die Entfaltung der Skeletstücke bei den höheren Formen bedingt.



Bei allen Vertebraten ist der Humerus und das Femur der dickste Knochen der ganzen freien Extremität. Der Querschnitt der nächstfolgenden verringert sich ständig und zwar um so mehr, je mehr homodyname Skeletstücke derselben Reihe sich an der Tragung der Körper-

last betheiligen. Beim Metatarsus und bei den Phalangen sind es fünf Einzelsäulen, auf welche die vom Femur allein ausgeübte Stützleistung in vertheilter Weise zur Geltung kommt (Schema G). Beim Raubthiere (Schema H) ist die Fibula ein im Allgemeinen nur sehr dünner spangenartiger Knochen, der kaum im Stande sein dürfte, die Körperlast wesentlich zu stützen. Dieselbe fällt der Tibia zu, deren Querdurchmesser in Folge dessen dem Femur kaum nachsteht. Beim Schweine (Schema J) berühren die vierte und fünfte Zehe den Boden nicht mehr. Vom Vorderarme und -fusse ab tragen die beiden Säulen des dritten und vierten Strahles die halbe Rumpflast. Dieselben gewinnen daher an peripherem Umfange. Beim Zweihufer ruhen auf einem Metacarpus (Schema K), und beim Pferde (Schema L) auf jeder einzelnen Phalange des bleibenden Fingers das gleiche Gewicht wie auf dem Femur und alle dieselben acquiriren hierdurch die gleiche Dicke wie das letztere.

Dieser kurze Exkurs, der noch auf eine beliebig grosse Zahl analoger Beispiele ausgedehnt werden kann — genügt schon, um zu zeigen, dass die Stützfunktion bei der phylogenetischen Entwicklung der Extremitätenstücke der Landthiere eine wesentliche Rolle spielt und dass speciell die Dickenentfaltung derselben steigt proportional seiner Traglastfunktion, die bei den einzelnen Species und auch für jeden einzelnen Abschnitt verschieden ausfällt, je nach der ihm zufallenden Quote des Körpergewichts.

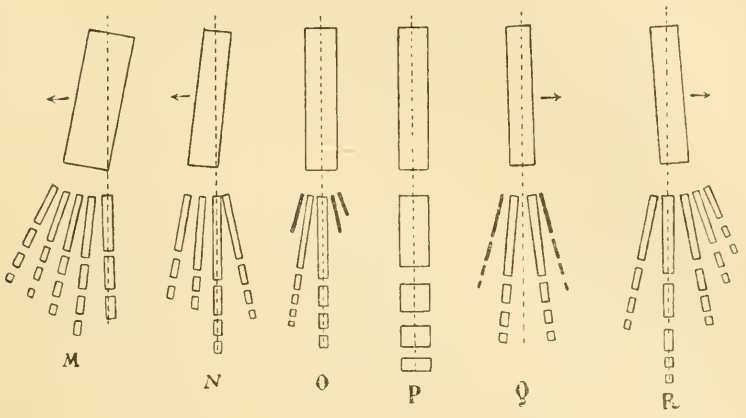
In der Reihe der Vertebraten wird die direkte Stützfunktion des Körpergewichts nicht den gleichen Strahlen zugetheilt. Bei den Artiodactylen sind der dritte und vierte Finger Hauptträger der Last, beim Strausse und beim Pferde ist es ausschliesslich der dritte Strahl. Hingegen bei den Amphibien sind es mehr die radialen und tibialen Randstrahlen. Diese Verschiedenheiten werden verursacht durch den in den einzelnen Klassen unterschiedlichen tonischen Muskelzug und die besonderen Schwerkraftmomente, welche eine verschiedene Fixationsstellung der Extremität zur Folge haben.

Hierbei können drei verschiedene Stufen unterschieden werden.

Beim Strausse (Schema O) und beim Pferde (Schema P) steht der untere Theil der Laufextremitäten nahezu senkrecht. Die Schwerpunktlinie verläuft mitten durch den dritten Strahl, welcher auch zur Hauptzehe wird und eine grosse Entwicklung erreicht.

Der Froscharm (Schema N) ist schräg nach aussen gestellt. Die Last geht durch den zweiten Finger, welcher sich zum längsten ausbildet. Bekanntlich besitzt auch der Mensch ein physiologisches Genu valgum geringen Maasses. Die Schwerpunktlinie geht durch die tibialen Zehen und die erste Zehe gelangt zur besonderen Dickenentwicklung

Das Umgekehrte tritt ein, wenn der Fuss schräg nach innen gestellt ist. In diesen Fällen kommen die äusseren Zehen zu einer stär-



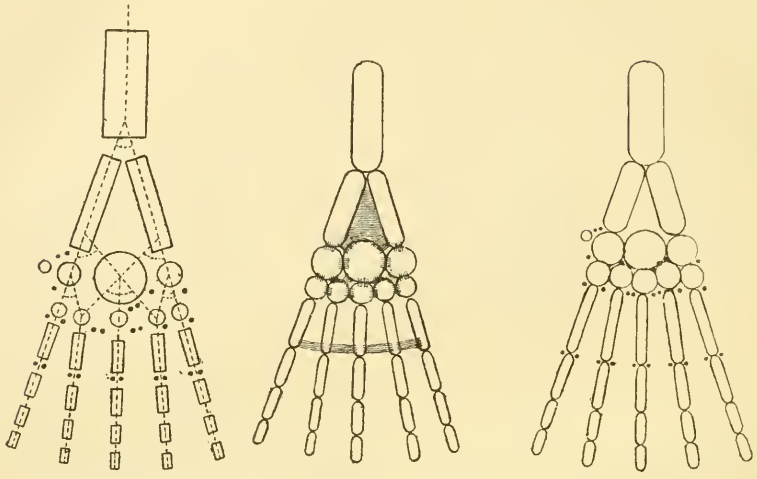
keren Funktion und zu einem morphologischen Aufschwunge. Beim Froschfuss (Schema R) wird die vierte Zehe zur Hauptzehe.

Vorstehende Beispiele beweisen, dass die Stützfunktion die phyletische Ausbildung des sekundären Skelets mit bedingt. Maassgebend dafür, welche Skeletstücke speciell zur Entwicklung gelangen, ist, wie die letztaufgezählten Fälle zeigen, die Richtung, in welcher sich die Körperlast auf die einzelnen Komponenten vertheilt. Letzteres Moment verursacht auch die specielle Ausbildung des Carpus- und Tarsusabschnittes bei den Landlebenden, und ist auch die Ursache für die Hervorbildung jener unterschiedlicher Skeletstücke, welche man als konstante und sogenannte inkonstante Elemente zu unterscheiden pflegt.

Um die Wirkung zu studiren, welche die Drucklinien auf die einzelnen Elemente der freien Extremität hervorbringen, gehe ich von einer ganz allgemeinen Form aus, wie sie etwa der Ontogenese der vorderen Extremität von Emys zu Grunde liegt (Fig. S). Die Körperlast vertheilt sich vom Ellenbogen- oder Kniegelenk an auf die beiden Stützpfeiler von Ulna und Radius, respektive Tibia und Fibula.

Der Tragebalken des ersten Fingers stützt, über Tarsale I, Tibiale, in gerader Linie die Tibia. In gleicher Weise funktionirt der fünfte Finger. Seine Achse läuft durch Tarsale V, Fibulare in die Fibula aus. Auf dem Mittelfinger lastet der Schwerpunkt des Intermediums. Die Tragkraft des zweiten und vierten Fingers vertheilt sich in zwei Komponenten. Im ersteren Falle stützt der zweite Tragbalken das Tibiale und Intermedium, der vierte Finger wird belastet vom Fibulare und Intermedium. Das Intermedium selbst stemmt sich gegen Tibia und Fibula.

Kurz, es handelt sich bei der Stützkonstruktion der Extremität um ein komplicirtes Gewölbesystem, welches sich aus zahlreichen spitzwinkligen Einzeldruckbögen zusammensetzt.



Das Auseinanderweichen der einzelnen Gewölbepfeiler wird verhindert durch drei übereinandergelegene Querbandverankerungen (Fig. T). Dieselben bestehen in dem Ligamentum interosseum in den plantaren und dorsalen Ligamenta carpalia und tarsalia und den Ligamenta capitulorum.

Alle Elemente, die in der Richtung dieser Stütz- (oder Druck-)linien sich befinden, kann man als stütz- oder druckfunktionirend bezeichnen. Es sind dieses die sogenannten konstanten Carpalia und Tarsalia.

Es entsteht jetzt die weitere Frage, wie verhalten sich die inkonstanten Elemente zu diesem Druckliniensystem. Zur Entscheidung dieser Frage habe ich dieselben in das obige Konstruktionsschema eingezeichnet in ihren relativen Lagebeziehungen, wie sie von G. Thilenius (1896, S. 490) für den Menschen nachgewiesen wurden. Die Angaben des letzteren Untersuchers gestatten mir, alle inkonstanten Elemente je nach ihrer Lage in drei Gruppen zu gliedern. Entweder handelt es sich um typische Randelemente, die ausserhalb des eigentlichen Carpus liegen (Vesalianum, Pisiforme, Ulnare externum, Praetrapezium, Radiale externum), oder um Stücke, die zwischen den Basen der Metacarpalien liegen (Trapezoides secundarium, Styloid, Parastyloid, Capitatum secundarium, Os Gruberi). Die dritte Gruppe wird gebildet von denjenigen Skeletstücken, die dorsal oder volar dem Carpus aufliegen (centrale Reihe von Thilenius); Centrale 1,

Epilunatum, Hypolunatum, Epipyramis Pfitzner.) In die gleiche Kategorie gehören alle Sesamknorpel.

Wenn ich die in den vorstehenden drei Kategorien aufgezählten Elemente zusammenfasse, so darf ich wohl sagen, dass sie alle ausserhalb des eigentlichen Carpus liegen und daher auch bei einer etwaigen Druckbelastung garnicht in Mitleidenschaft gezogen werden können. Mit anderen Worten, alle inkonstanten Skeletstücke der Extremität sind in der Jetztzeit druckentlastete Elemente.[1])

Es fragt sich aber weiterhin, welchen Antheil an der Funktion nahmen dieselben zu jener Zeit, als die Ruderextremität sich an die neue Gehfunktion gewöhnen musste. Die specielle Form der ursprünglichen Ausgangsform für die pentadactylen Extremitäten kennen wir nicht mehr. Die Vergleichung macht es jedoch sehr wahrscheinlich, dass es sich um ein polyaktinotes biseriales Extremitätenskelet gehandelt haben mag, wie es in ursprünglichster Form die Gliedmaassen der Selachier zeigen (Gegenbaur 1870). Als Ausgangsform wähle ich eine ganz allgemeine Form, welche gleichviel Elemente zeigt wie die primitive Hand von Emys und in welcher dieselben in einer ähnlichen stark schematisirten Lagerung situirt sind. Ich vernachlässige etwa in der Mehrzahl vorhandene Randfinger, welche noch Baptanodon,[2]) Ichthyosaurus und Plesiosaurus[3]) besassen, oder intermediäre phyletisch ausfallende Finger, welche Kükenthal[4]) bei Balaenoptera-Embryonen gesehen hat.

Gehen wir von dem obigen allgemeinen Schema aus (Fig. U), dann können wir annehmen, dass einzelne Elemente von einem direkten Drucke, andere von dem indirekten Drucke der Druckkomponenten betroffen sein werden, oder mit anderen Worten, es ist wahrscheinlich, dass einzelne Elemente stärker, andere schwächer druckfunktionirend wurden. Das allgemeine Axiom, dass stärker funktionirende Stücke in der Phylogenie progrendient, schwächer funktionirende Elemente einen schwächeren Entfaltungstenor zeigen, gestattet auch die groben Züge der weiteren Entwicklung des Extremitätenskelets in folgender Weise zurecht zu legen.

Es ist anzunehmen, dass die stärker belasteten Carpalien und Tarsalien sich rascher vergrösserten und damit ständig nicht nur an

---

[1]) Insofern als an dieselben sich nicht noch besondere Sehnen ansetzen, sie also der Stemmfunktion gegen den Muskelzug obliegen — wie z. B. das Radiale externum bei gewissen Formen und das Pisiforme beim Menschen — müssen sie überhaupt als einer jeden Funktion bar bezeichnet werden.

[2]) Marsh, 1880 b.

[3]) Cuvier, Ossements fossiles. 1835. Edition quatrieme. Taf. 258, Fig. 4.

[4]) Kükenthal, 1890, S. 709. Fig. im Texte.

Terrain, sondern auch an dem entwickelnden Princip der Funktion gewannen, bis die schwächer arbeitenden Genossen ausserhalb des Carpus geschoben wurden. Die Entwicklung des Extremitätenskelets in seiner Phylogenese dürfte man sich auf folgende Weise denken. Beim phyletischen Uebergange einer Flosse in eine Stützextremität haben die direkt druckfunktionirenden Carpalia in Folge ihrer Mehrleistung sich zu den kanonischen oder bleibenden Stücken ausgebildet (Fig. U, helle Kreise). Die druckentlasteten Stücke hingegen sind wegen ihrer geringeren Funktion zur Stufe der accessorischen Elemente herabgesunken (Fig. U, dunkle Kreise) und erscheinen in den jetzigen Ontogenien nur noch als belanglose von den Vorfahren ererbte Rudimente.[2])

Diese Erklärung der phyletischen Ableitung von Carpus und Tarsus macht es wahrscheinlich, dass die Ausschaltung der heutzutage accessorisch auftretenden Elemente aus der Funktion schon im digitigraden Zustande erfolgt ist und gerade durch den letzteren seine kausale Begründung findet. Der höchste Grad der einseitigen Ausbildung einzelner Carpalia und Tarsalia und eine weitgehende Reduktion der übrigen besteht bei den jetzt lebenden digitigraden Quadrupeden. Bei denselben machen diese Processe um so grössere Fortschritte, je geringer die Zahl der Strahlen wird, auf welche sich die Körperlast konzentrirt.

Die Konfiguration und Zusammensetzung des menschlichen Carpus bestätigt die Richtigkeit meiner theoretischen Voraussetzung. Mit dem Eintritte der aufrechten Körperhaltung wurde die vordere Extremität

---

[1]) Meine in obiger Darstellung versuchte phylogenetische Ableitung des Extremitätenskelets geht aus von der Vorstellung, dass sich erst sekundär Skeletstäbe ausbildeten in einer der in die Extremität hineinwuchernden Muskelknospen entsprechenden Zahl. Mit der Quergliederung der Muskulatur in einzelne Bündel differenzirten sich auch ihre Ansatzstellen zu isolirten Knorpelstücken. Diese Hypothese steht keineswegs mit dem Befunde im Widerspruche, dass bei den Fischen mit der Ausbildung der Flossenfunktion auch die gegliederten Knorpelstrahlen, wie Mollier in der Ontogenese der Selachierextremität gezeigt hat, eine basale Konzentration erfahren und sich bei einigen Formen zu einer biserialen Anordnung umgruppirt haben. Meine Hypothese will auch weiterhin besagen, dass die bei Wasserthieren vorhanden gewesene Gruppirung nicht ohne Weiteres auf die Luftathmer übergegangen zu sein braucht, sondern erst einer mechanischen Umgestaltung unterliegen konnte: die gerade in der Richtung der Stützlinien befindlichen Elemente blieben bestehen und bildeten neue Strahlengruppirungen. Die zwischen den Stützlinien gelegenen Abschnitte der ursprünglichen Strahlen gingen in der Phylogenese allmählich ein in Folge von Funktionsatrophie. Ein Extremitätenstrahl der landlebenden Thiere braucht gar nicht homolog zu sein einem Strahle der Fischflosse, sondern er kann ebenso gut entstanden sein aus überlebenden weiter entwickelten Komponenten verschiedener Strahlen der Wasserlebenden.

[2]) G. Thilenius, 1896a, S. 540.

vom Körperdrucke entlastet. Insofern nicht wie bei den Vögeln die neu etablirte Flugfunktion neue Umgestaltungen hervorbrachte, konnte bei Primaten der zu jener Zeit bestehende Status auch noch auf den Menschen unverändert vererbt werden. Gerade die primitive Form der menschlichen Hand und speciell des Carpus und die überaus zahlreichen, vielleicht noch zahlreicher wie bei den anderen Warmblütern vorkommenden accessorischen Elemente sind Beweise, dass die Umgestaltung der Extremität — insofern nicht Muskelzugwirkung in Frage kommt — mit von der Belastung ausgeht. Nach Fortfall des Körperdruckes ging auch das zu neuer Entwicklung treibende Princip aus, und die menschliche Hand vermochte noch eine so ursprüngliche Form beizubehalten, wie sie in gleicher Primitivität jetzt nur noch bei Cetaceen und Schildkröten vorkommt.

Mit der durch obige Belege und auch durch die embryonale Acceleration und Retardation der Entfaltung bewiesenen Thatsache, dass die ontogenetische und phylogenetische Ausbildung eines Organs regulirt wird und auch ihre kausale primäre Ursache findet in der Arbeitsleistung, wird auch die bisher vielfach citirte Annahme eines Kampfes um das Dasein der Organe entbehrlich. Allerdings bei experimentell oder durch Krankheit erzeugtem Wegfall eines Organes tritt das nächst benachbarte von der Funktion stärker entwickelte Nebenorgan vicarirend ein. Jedoch tritt eine so plötzliche Erscheinung in der normalen Phylogenese nicht ein. Das Erlöschen eines Organes ist keineswegs so rasch wie das künstlich gesetzte. Es handelt sich vielmehr um ein selbstständiges Zurücktreten eines Organes oder Organabschnittes. Die Bezeichnung Kampf um das Dasein ist kein zutreffendes Bild, weil der eigentliche Vorgang kein aktiver Wettbewerb, keine Schädigung eines Organes durch einen stärkeren Nachbar ist, sondern nur ein bei verminderter Wachsthumsenergie eintretendes Platzmachen einerseits [1]) und ein proportionales Platzergreifen der durch vermehrte Funktion wachsthumskräftigeren Organes andererseits. Wenn überhaupt das Bild eines

[1]) Die von mancher Seite aufgestellte Behauptung, dass die inkonstanten Carpalia gewissermaassen erdrückte Organe sind, dürfte überhaupt nur bei den Centralia ernstlich in Frage kommen, denn bei den Randelementen kann von einer Raumbeschränkung gar nicht die Rede sein. Im Gegentheil, ihr nur von der Haut bedeckter Sitz vermag einer Ausbreitung nicht den geringsten Widerstand entgegen zu setzen. Dennoch sehen wir täglich, dass gerade die Randelemente in allen Vertebratenklassen einer Reduktion anheim fallen. Wenn die inkonstanten Elemente mechanisch erdrückte Gewebspartien wären, dann müsste man in denselben die von Strasser als Druckprodukte hingestellten Prochondralelemente häufiger sehen als in den konstanten. Diese Voraussetzung trifft aber durchaus nicht zu, denn nirgends finde ich diese dunklen Elemente weniger zahlreich als gerade in den inkonstanten und rudimentären Skeletstücken (S. 83). Auch die blosse Ueberlegung sagt, dass

Wettbewerbes für beide passiv eintretenden Folgeerscheinungen angewandt werden soll, dann kann man auch nur sprechen von einem in der Phylogenese bestehenden Kampf um die allein erhaltende und allein zur Weiterausbildung führende Funktionsleistung.[1]) Die ganze Entwicklung in der Phylogenese beruht auf solchen Leistungen und ist eine richtige Mechanometamorphose (Kinetogenesis, Ryder, Cope 1887).[2])

Alle Lebensäusserungen eines Organismus ergeben in ihrer Gesammtheit die Funktion eines jeden organischen Wesens. Dieselben setzen sich zusammen und werden geregelt durch die Leistungen eines jeden Organes für sich. Letztere

---

die Centralia bei gleicher vitaler Entfaltungsenergie sich von den übrigen gar nicht unterdrücken lassen würden, und etwa bei einem durch Konkurrenz der Umstände geschaffenen unüberwindlichen Hindernisse sich frei in der ihnen zur Verfügung stehenden volaren oder dorsalen Richtung ausbreiten würden. In der That liegen, wie bekannt, mehrere inkonstante Elemente der Hand der dorsalen Fläche des Carpus auf, wo denselben zu einem ganz unbehinderten Wachsthum die allergünstigsten Bedingungen zur Seite stehen und sie sich ganz unbehindert ausdehnen könnten, falls ihre Wachsthumsenergie ein solches erheischen würde. De facto jedoch gehen dieselben, trotz ihrer keinem Drucke unterworfenen Lage, oder richtiger gesagt, gerade deswegen, weil ihnen der belebende Hauch der Druckfunktion fehlt, zu Grunde, falls sie nicht durch Verschmelzung mit einem konstanten Elemente fixirt, als belangloser Fortsatz ein unselbstständiges Dasein weiter fristen, oder wie das Pisiforme, sich wieder in den Dienst der allerursprünglichsten, die primäre Entwicklung des Skeletsystems in der Phylogenese verursachenden Principes der Muskelzugwirkung stellen.

[1]) Der wiederholt von mir geführte Nachweis (z. B. S. 115, 117), dass die ontogenetische Entfaltung oder Nichtentfaltung eines Organes in erster und alleiniger Weise von der in der Phylogenese geleisteten Arbeit abhängig ist, macht auch die bisweilen gemachte Annahme eines kompensatorischen Eigenwachsthums unnöthig. Eine kompensatorische Funktionsausbildung tritt nur bei künstlich gesetztem Ausfall ein. Jedoch darf diese Erscheinung durchaus nicht direkt ins Phylogenetische übertragen werden, denn wie schon oben citirt, ein Ausfall in der Phylogenese bedingt nur ein sehr allmäliges und langsames Zurückgehen (S. 105, Anm., S. 136, Anm.). Ein progredient sich entwickelndes Organ übernimmt nicht erst die von seinem Nachbar nicht mehr geleistete Arbeitsquote, sondern das Verhältniss ist ein direkt umgekehrtes. Die primäre Ursache für die Transformation aller organischen Körper besteht in einer Anpassung an neue biologische Verhältnisse. Zum Beispiel durch die Angewöhnung an den aufrechten Gang tritt eine Verschiebung der Schwerpunktlinien und ihrer Stützkomponenten ein (Die Richtungsänderung der Achse der unteren Extremität. S. 117, Schema M—R). Durch die Lageveränderung tritt eine neue Vertheilung der Arbeitslasten ein. Manche Organe erhalten hierbei eine Plusfunktion zu bewältigen und blühen in Folge dessen auf. Andere werden entlastet und erst durch diese vorangehende Minderung oder Aufhebung der Funktion — nicht aber durch ein aktives Zurückgedrängtwerden — wird auch die ontogenetische Entfaltungsenergie vermindert und retardirt.

[2]) Originalia waren mir unzugänglich. Citirt nach Osborn, Ergebnisse, Bd. III, 1893, S. 601, 603.

spielen in den verschiedenen Altersperioden eine durchaus verschiedene Rolle.

Die embryonale Ausbildung ist nahezu ausschliesslich eine Entfaltung der ererbten Energien. Zwar funktionieren alle Organe schon in dem ersten Momente ihres Erscheinens, ein jedes für sich in bestimmter Richtung. Das Herz pulsirt schon als einschichtiger Zellenschlauch und die Leber secernirt schon in früher Zeit Galle (Meconiumbildung). Alle Organe wirken auch korrelativ auf einander ein. Dennoch sind dieses alles Funktionen, die aus den inneren Organisationen des Keimes selbst hervorgehen und bei den höheren Thieren von äusseren Momenten nur in ganz konstanter wenig variirender Weise beeinflusst werden. Ein je höherer Organismus sich herausbildet, desto mehr wird er von der Natur gegen äussere Einflüsse geschützt.

Die kolossale Ausbildung von zahlreichen zum Theil dickwandigen embryonalen Schutzhüllen, Teloderm,[1]) Amnion, Allantois u. s. w. ist ein deutlicher Ausdruck dafür, dass der Keim gegen äussere Einflüsse geschützt und gegen dieselben abgeschlossen wird.[2]) Ein jeder Sauropsidenembryo (Reptilien und Vögel) entfaltet sich in dem künstlichen Bogengewölbe der Pergament- oder Kalkschale. Die bei den Säugethieren stattfindende Ausbildung eines mächtigen muskulösen Uterussackes und die geschützte Lage zwischen den Eingeweiden des Mutterleibes ist auch nur ein weiteres Zeichen von Abschliessung gegen die Aussenwelt. Man muss daher die embryonale Ausbildung der höheren Thiere definiren als eine vorwiegende Entfaltung in einer möglichst gegen äussere Einwirkungen geschützten Lage.

Erst mit dem Momente der Geburt oder dem Auskriechen aus den Embryonalhüllen beginnt die Aussenwelt in ihren Reaktionen auf den werdenden Organismus in wechselnder Weise einzuwirken. Durch den Reiz der äusseren Luft wird der erste Athemzug provocirt und der Blutkreislauf ändert seine Bahnen. Erst mit dem Momente der Geburt können wir daher von einem überwiegenden Einflusse der Aussenwelt und von einer eigentlichen Entwicklung sprechen. Denn nur von den äusseren Umgebungsverhältnissen hängt es jetzt ab, ob und in welcher Richtung das Individuum seinen Leib entwickelt, und dadurch auch eine neue

---

[1]) E. Mehnert, 1895b, S. 207—274.

[2]) Die Abschliessung eines jeden Embryo der höheren Vertebraten gegen die Aussenwelt ist wohl der beste Beweis dafür, dass er gar nicht auf die specifischen, in ihren Intensitäten oft wechselnden äusseren Einflüsse angewiesen ist. Er bedarf nur des in der Wärme und des in der Nahrung ihm zugeführten konstanten Energienzuflusses.

Menge der durch Vererbung für seine Nachkommen zu Gunsten kommenden Entfaltungsenergien bindet oder durch Ausfall der Leistungen den von seinen Vorfahren überkommenen vererbbaren Bestand auch für die Germinalanlagen seiner nachfolgenden Generationen mindert.

Die ganze Vererbung ist nur eine individuelle Uebertragung von latenten Entfaltungsenergien. In einer jeden einzelnen Muskel- oder Gehirnzelle werden chemische Energien als potentielle mechanische Energien gebunden, um bei gegebener Reizauslösung als specifische Energien aufzutreten. Derselbe Vorgang findet auch bei der Vererbung statt. In den reifen Germinalzellen liegen individuell angesammelte, latente, specifische Entfaltungs- und Determinationsenergien vor, die aber erst unter dem auslösenden Reiz der günstigen äusseren Bedingungen zu einer Keimesbildung führen können. Ansammlungen von Reizen, Latenz der gebundenen Energien und Auslösung derselben werden in der Physiologie als ein protrahirter Reflexmechanismus bezeichnet. Aus diesem Grunde muss ich die von Orr (1893)[1]) versuchte Zurückführung der Vererbung auf einen Reflexmechanismus als durchaus zutreffend bezeichnen.

Die Ansammlung der Entfaltungsenergien in den sogenannten Determinanten erfolgt in der individuellen Phylogenese der Vorfahren. Die Reizauslösung beginnt mit dem Momente der Kopulation der Germinalzellen und endigt mit dem Tode des Individuums. Der Effekt der Reizauslösung ist ein Individualleben. Das ganze individuelle Leben besteht vorstehender Definition nach in seiner Evolutionskomponente aus einer ständigen gemessenen Reizauslösung, welche ebenso rhythmisch geregelt verläuft wie etwa eine Gedächtnissreproduktion eines längeren Musikstückes. (Mnemogenesis, Osborn 1889, Hyatt 1889, Cope 1893, Orr 1893, Gedächtnisstheorie von Hering, Buttler, Haeckel, Wundt.)

In einer jeden einzelnen Germinalzelle, und speciell in einem jeden Organdeterminanten für sich, liegen nicht alle Regenerationskräfte für sämmtliche im Laufe des individuellen Lebens aus ihnen hervorgehenden specifischen Zellenglieder vor. Ohne Zufuhr an neuen Energien (Wärme, Nahrung) kann keine einzige thierische Germinalzelle sich weiter entfalten. Ein befruchteter aber bei Tagestemperatur aufbewahrter Hühnerkeim kann Wochen lang latent bleiben, bis ihm das nöthige Quantum von Wärme geboten wird. In der Germinalzelle und ihren Organdeterminanten handelt es sich nur um eine individuell verschiedene, für ein jedes Organ streng bemessene Ansammlung von specifischer Fähigkeit chemische ihm dargebotene Energien entweder

[1]) Citirt nach Osborn, Ergebnisse, Bd. III, 1893, S. 606—607. Das Original war mir nicht zugängig.

einfach zu binden, oder dieselben zuerst in potential mechanische Energien überzuführen und sie dann als solche zu fixiren. Letztere werden bei gegebener funktioneller Reizgelegenheit als kinetische Energie in die mechanische Leistung von Zelltheilungen und Karyokinesen umgesetzt.

In der Zurückführung des individuellen Wachsthums auf eine Entfaltung von gewissen specifischen Energien habe ich mich als ein unbedingter Anhänger der sogenannten Evolution bekannt. Jedoch ist die Evolution nicht die einzige Triebfeder, welche zur Ausbildung eines Individuums führt. Ein jedes Lebewesen funktionirt. Schon die blosse Empirie zeigt, dass unter dem Einflusse der individuellen Leistungen eine beträchtliche Zunahme neuer morphotischer Elemente eintritt. Der Kliniker nennt diese Erscheinung funktionelle Hypertrophie eines Organes.[1]) Ich bezeichne diese aus den Leistungen resultirende Zunahme neuer Zellelemente, welche als solche neue kleine Spannkraftdepots darstellen, als Funktionsepigenese.[2])

In nachfolgender Textfigur habe ich ein Schema zusammengestellt, welches in ganz groben Zügen die Beziehungen zwischen Evolution und individueller Epigenese zur Anschauung bringen soll. Ich habe ein Menschenleben von hundert Jahren angenommen. Einem jeden Lebensjahre entspricht ein Millimeter Grundfläche. Ich habe das Leben einer Frau zu Grunde gelegt, weil bei derselben der Rückgang durch das Eintreten der Menopause scharf gekennzeichnet ist. Das Jugendwachsthum ist auf 18 Jahre, die Geschlechtsreife auf 30 Jahre ausgedehnt. Auf das Greisenalter entfallen 52 Jahre.

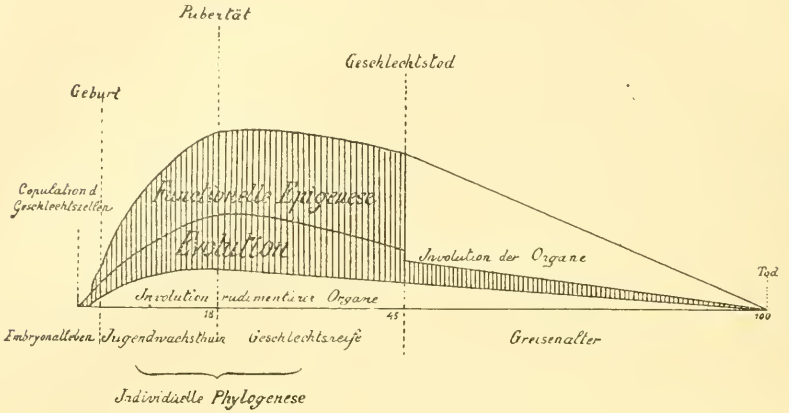
Die Evolution (mittelste Calotte) beginnt mit dem Momente der Kopulation von männlichem und weiblichem Vorkern und erstreckt sich durch das ganze Leben hin. Jedoch wird der Wachsthumseffekt

---

[1]) Die bekannteste Erscheinung ist die funktionelle Hypertrophie häufig geübter Muskelgruppen. Sie gilt jedoch für alle Organe und ist in neuerer Zeit experimentell nachgewiesen von Ribbert und Peipers (1894, S. 43 - 69) und zwar für beide Geschlechtsdrüsen (S. 69—76), Hoden (S. 71 - 73), Mamma (73—75), Niere (76—83), Speicheldrüsen (S. 83—86). Ausführlicheres auch in Virchow's Archiv, Bd. 120.

[2]) Seit den Untersuchungen von Caspar Friedrich Wolff haben manche Embryologen eine jede Evolution verworfen und sind nur von der Voraussetzung einer „embryonalen Entwicklung" ausgegangen, welche von äusseren sogenannten günstigen Bedingungen abhängig gemacht wurde. Eine gleiche Annahme hat bekanntlich das geistreiche Cartesianische System an eine verhängnissvolle Irrthumsklippe und in seinen weiteren Konsequenzen ad absurdum geführt. Ein jeder Mensch kann unter den gleichen Bedingungen bleiben wie zuvor und dennoch geht sein Organismus einer allmäligen Involution entgegen trotz der „günstigen äusseren Bedingungen". Die letzteren sind nur Grundlagen, Bausteine, nicht aber kausale Ursachen für die Erhaltung und Entfaltung des Lebens. Cf. v. Wagner 1895, Nr. 21, 22.

auch schon während des ganzen Embryonallebens ständig verändert durch den Ausfall der rudimentär werdenden Organe (unterste helle



Calotte). Mit dem Momente der Geburt schnellt die aus den Leistungen sich ergebende Funktionsepigenese mächtig empor (oberste Calotte), spielt in der nachfolgenden Periode eine wesentliche Rolle um dann proportional der senilen Involution der Organe langsam abzuschwellen.

In Form einer Gleichung stellt sich obige Zeichnung folgendermaassen dar:

Embryonalleben	=	Vorwiegende Entfaltung der Keimesanlagen, Geringe Funktionsepigenese.
Leben von der Geburt bis zum Mannesalter	=	Entfaltung + Anschwellen der Funktionsepigenese.
Mannesalter	=	Abnahme der Entfaltungsenergie, Aufrechterhaltung des Status durch die Epigenese.
Altersperiode	=	Erlahmen des Entfaltungstriebes (Erlahmen der Zellregenerationsfähigkeit).
Tod	=	Involutionsausfall eines zum Leben wichtigen Organes. [1]

Massenkorrelation.

[1]) In einem sehr lehrreichen Vortrage hat Goette — soweit ich ihn recht verstanden habe — den Ursprung des Todes abgeleitet von einem Zugrundegehen des Mutterthieres durch seine Nachkommen. Es dürfte sich nicht um allgemeine, sondern ganz specielle Fälle von exquisitem Parasitismus handeln (Gregarinen, Sporospermien u. s. w.).

Gerade die Beispiele scheinen mir aber in anderer Hinsicht sehr werthvoll zu sein. Sie zeigen in sinnesfälliger Weise die direkte Kontinuität des Lebens (Weissmann, His, Rauber). Aus den Trümmern des Mutterthieres sprosst das neue Leben; ebenso wie in einem Baume neben den alten Jahresringen sich neues Leben ansetzt und die zum Theil in früheren Perioden angesammelten Substanzen (Zurückwandern des Chlorophylls im Herbste, ätherische Oele, Krystallparenchym) auf dem Wege der „Fibrovasalstränge“ (Russow) und der direkten Protoplasmakontinuität, sich wieder von Neuem dienstbar macht.

Der Individualtod eines höheren Lebewesens ist nach den Ergebnissen der

Die individuelle Phylogenese reicht vom Beginne der ersten Furchungszelle bis zum Geschlechtstode und steht unter dem ständigen Zeichen der Massenkorrelation aller einzelnen Zellelemente. Nur die während dieser Periode individuell erworbene Epigenese kann für eine Weitervererbung als verwerthbar in Frage kommen.

Nach den obigen Betrachtungen ergiebt sich das Individualleben als eine allmälig erschlaffende Evolution von phyletisch angesammelten Energien, welche vermehrt und substituirt werden durch die Funktionshypertrophie der Organe.

Eine weitere Frage ist folgende: Wie verhalten sich im Leben eines Individuums Evolution und Epigenese zu einander? Histologische Unterschiede zwischen direkt evolutionistisch und epigenetisch entstandenen Zellen sind durchaus nicht zu erwarten, weil die letzteren auch nur durch den Reiz der Funktion speciell hervorgebrachte Nachkommen der ersteren sind.

Für viele Organe erscheint eine präcise Abgrenzung beider Gebiete unmöglich, weil ein künstlich gesetzter Ausfall der Funktionen eines Organes das Gesammtleben des Individuums zu gefährden im Stande ist.

In dem Muskelsystem besitzen wir jedoch einen Organenkomplex, bei welchem ein Experimentator einzelne seiner Theile nach Belieben dauernd von einer Funktion ausschliessen kann. Ein solcher Zustand ist von dem Kliniker mit dem Namen „Funktionsatrophie“ bezeichnet worden. Analysiren wir diesen Vorgang in seine Einzelkomponenten, so ist derselbe nur die sinnesfällige Aeusserungsform für einen Ausfall jenes Zellenzuschusses, welcher bei einer physiologischen, jetzt unterbrochenen, Weiterbethätigung sich als funktionelle Hypertrophie eingestellt haben

---

vorstehenden Arbeit, in Bestätigung der allgemeinen Anschauung, nur derjenige Zeitpunkt, in welchem unter physiologischen Verhältnissen die von den Vorfahren für das Individuum angesammelte kinetische Energie (S. 125, Anm. 2) ihr Ende findet (Weiteres auf S. 124).

[1]) Durch die als funktionelle Hypertrophie bezeichnete Zunahme neuer Zellelemente werden z. B. die von der Keimesanlage direkt gelieferten Muskelzellen in ihren Leistungen entlastet, weil jetzt eine grössere Zahl von Einzelwesen zur Ausübung der Funktionen zur Disposition steht. Man darf aus diesem Grunde die Funktionshypertrophie oder überhaupt die ganze Funktionsepigenese auffassen als einen Vorgang, welcher in erster Linie dazu bestimmt ist, die evolutionistisch hervorgebrachten Keimbezirke zu schonen und dieselben zu substituiren. Selbst die energischste Epigenese vermag jedoch nicht die im Alter erschlaffenden Evolutionskräfte in ihrem Ausfalle zu ersetzen. Eine rationelle Schonung kann den Verfall zwar protrahiren, die Lebensdauer jedoch nicht über ein gewisses Maass hinaus verlängern. Die epigenetisch angesammelten Kräfte sind somit für das betreffende Individuum selbst vergebens angesammelte Schätze. Sie gehen jedoch nicht verloren und können mit gewissen Einschränkungen dem Aufblühen späterer Generationen zu Gute kommen. (Verlängerung des Lebens S. 141.)

würde. Ein nach Nervendurchschneidung gelähmter Muskel ist daher auch für sein Weiterleben, oder was dasselbe ist, für seine weitere Ansammlung und Verausgabung von Spannkräften nur angewiesen auf die ihm jetzt allein zur Verfügung stehenden eigenen Evolutionsenergien. Das Experiment lehrt, dass ein nicht funktionirender Muskel atrophirt. Es ist dieses nur die sinnesfällige Erscheinungsform für eine allmälige Abnahme und schliessliches Erlöschen der Evolutionskräfte. Die experimentelle Funktionsatrophie kann daher dienen als ein ungefährer Maassstab für die Beurtheilung der einem Organe integrirenden Evolutionskräfte.

Wie bekannt, reagiren Organe, die von ihrer specifischen Leistung ausgeschlossen sind, erst nach verschiedener Zeit. Manche atrophiren sehr rasch, andere halten sich länger. Jedenfalls zeigen die ersteren Fälle, dass die Evolutionskräfte mancher Organe nicht erhebliche sind. Hieraus ergiebt sich als weitere Konsequenz, dass die Funktionsepigenese bei vielen Organen eine sehr beträchtliche ist, bei manchen Organen möglicher Weise sogar eine erheblichere Rolle spielt als die evolutionirte Keimesgrundlage.

Im vorstehenden Ergebnisse, dass ich das thierische Organleben von einer Evolution und Epigenese ableite, stimme ich mit O. Hertwig (1894) ganz überein. Nur vermag ich der von Hertwig in den Vordergrund geschobenen Verarbeitung äusserer Substanzen zu inneren Bestandtheilen, die während des ganzen Lebens eintritt, nicht eine so hohe principielle Bedeutung zuzuschreiben. Es handelt sich nicht um eine Entwicklung, sondern um das jedem Molekülkomplexe integrirende aus den Atomaffinitäten sich herleitende Bindungsvermögen auf dem Wege der Atomzüge,[1]) wie es auch allen unorganischen Komplexen eigen ist.[2])

Auch in einem anderen Punkte vermag ich Hertwig nicht ganz zu folgen. Hertwig nimmt mit Pflüger eine Isotropie des Protoplasma an und behauptet:[3]) „dass im Dotter des Eies keine besonderen organbildenden Keimbezirke vorhanden sind, sondern, dass ein bestimmtes Stück Dottersubstanz je nach den Bedingungen in verschiedener Weise für den Aufbau des Embryo verwandt werden kann.“ Allerdings für den sogenannten Dotter, einem nur mit chemischen und Spannkräften beladenen sonst an sich indifferenten gleichartigen Nahrungsmateriale mag dieser Satz seine Richtigkeit haben, für das Keimprotoplasma an sich jedoch aus folgenden Gründen unzutreffend sein.

[1]) Will, 1870, S. 13: „Die chemischen Kräfte sind nichts anderes als Atomzüge“.

[2]) v. Wagner hat auch treffend die Nahrungsaufnahme als „Bedingung“ für ein jedes Wachsthum gekennzeichnet, 1895, Nr. 21 und 22.

[3]) O. Hertwig, 1894, S. 140.

Meine vorstehenden Untersuchungen haben gezeigt, dass selbst jeder kleinste Keimesbezirk eine für sich spezifische, durch seine Phylogenese streng bemessene Entfaltungsenergie — oder was dasselbe ist, Zellregenerationsenergie — besitzt und sich auch in der Intensität seiner Ausbildung nur nach derselben richtet. Ein jedes embryonale Skeletstück einer Species kann sich hierin anders verhalten wie alle anderen ihm sonst homodynamen Organe. Eine solche bestimmte Gruppirung, Normirung von Regenerationsenergien ohne eine ganz bestimmte materielle Grundlage ist bei der Untrennbarkeit von Materie und Energie nach den neueren physikalischen Anschauungen ganz undenkbar. Ich muss mich daher ganz auf die Seite von His stellen, welcher die moderne Lehre von den keimbildenden Bezirken aufgestellt und begründet hat.[1]) Das ganze Individualleben ist, wie es Roux[2]) treffend charakterisirt hat und wie die Determinantenlehre Weissmann's (1892) besagt, nur eine Mosaikarbeit, die durch das gegenseitige Wechselverhältniss der einzelnen Bezirke zu einander mitgeregelt wird. In seiner neuesten Arbeit hat auch O. Hertwig[3]) gewissermaassen das Gleiche behauptet, wenn er das Leben in einer Metazoenkolonie in Parallele setzt mit einer Staatenbildung und auf das gegenseitige Abhängigkeitsverhältniss des einzelnen Individuums von der Gesammtheit Aller hinweisst. Kurz, es handelt sich in der Ausbildung eines jeden Individuums um jene Abhängigkeitserscheinungen, welche Roux[4]) unter der Bezeichnung Massenkorrelation zusammengefasst hat.

Bereits His[5]) hat auch das Princip der verschiedenen Wachsthumsgeschwindigkeit der Organe und die Abhängigkeit des Wachsthums von der Zeit in seinen Grundzügen klargestellt.

Meine Untersuchungen gestatten, die kausalen Ursachen der Wachsthumsgeschwindigkeit genauer zu präcisiren. Ich vermochte zu erweisen, dass gerade die Phylogenese der Hauptfaktor ist. Die in derselben sich entwickelnde Progredienz oder Regredienz der Organe ändert in ganz gesetzmässiger Weise die Intensität der ontogenetischen Entfaltung ab (S. 106). Ich darf daher den Roux'schen Satz in folgender Weise erweitern: „Die individuelle Entfaltung und Entwicklung ist eine Zellen- und Organmosaikarbeit, hervorgegangen durch Massenkorrelation der, in Folge verschiedener phyletischer Funktionsleistungen, mit verschiedener Regenerationsenergie beladenen Keimbezirke oder ihrer Determinanten.

---

[1]) His, 1877, S. 185.
[2]) Roux, Bd. II, 1895, S. 455, 821, 1010.
[3]) O. Hertwig, 1894, S. 129.
[4]) Roux, Bd. II, 1895, S. 214, 232—250.

Die embryonale Variation.

Die seit Anfang dieses Jahrhunderts auf allen Gebieten der Biologie verstärkte Forschung hat zu Tage gefördert, dass die von Cuvier (1812) aufgestellte Lehre von der Existenz gesonderter Typen ganz unhaltbar wurde. Der von K. E. v. Baer vertretene Standpunkt dass das Lagerungsverhältniss der Organe für eine Beurtheilung aller Lebewesen allein maassgebend ist, hat sich durch alle Decennien hindurch als die allein richtige Auffassung ergeben und ihren glänzendsten Triumph gefeiert in dem Nachweise der Blutsverwandtschaft aller höheren Metazoen.

Zuerst fielen die Typen. Dann schwand allmälig das Vertrauen zu den Klassen, Ordnungen und Arten. Selbst die frühere Definition von Species wird durch die vertiefte Erkenntniss ständig untergraben und stürzt allmälig zusammen. Alle Forscher, welche den Begriff von Species und Art noch aufrecht erhalten wollten, mussten die Definition derselben unter dem Verluste an Terrain ständig ummodeln und immer allgemeiner fassen. Der moderne Speciesbegriff ist nur noch eine ideelle Zusammenfassung der Eigenthümlichkeiten von örtlich begrenzten grösseren Gruppen. Er unterscheidet sich hierin von dem Verfahren älterer Zoologen, welche schon aus einigen durch Zufall in ihre Hand gekommenen Exemplaren die Charaktere für die ganze Species gefunden zu haben wähnten. Die ganze von unseren Vorfahren überkommene Systematik wird von der Zoologie der Jetztzeit auch nicht mehr beurtheilt als Ausdruck für eine thatsächlich vorhandene scharfe Abgrenzbarkeit der einzelnen Gruppen, sondern nur noch beibehalten aus Zweckmässigkeitsgründen. Die Klassifikation ist nur ein Begriff, ein künstliches Gebäude, welchem nur noch der Werth eines allerdings sehr bequemen Orientirungsmittels zukommt. Eine jede speziellere Klassifikation beruht nur auf einer einseitigen willkürlichen [1]) Betonung beliebig gewählter Charaktere und ist überhaupt nur durchführbar bei einer unstatthaften Vernachlässigung der mit Recht eine gleiche Berücksichtigung verlangenden übrigen oft stark variirenden Organisationsverhältnisse. Nach

[1]) In früherer Zeit bezog sich die Klassifikation nur auf die variablen Verhältnisse der äusseren Bedeckungen. Federzeichnungen (Buffon, Bonaparte, Naumann, Bechstein, Giebel) und Schuppengestaltungen der Reptilien (Strauch) wurden schon als durchaus genügend erachtet zur Aufstellung besonderer Arten. Die Erfahrungen der Thierzüchter, dass durch blosse Domestikation beim Meerschweinchen die verschiedenfarbigsten Scheckenbildungen entstanden sind (Darwin), hat dazu geführt, dass die Autoren nach tiefer begründeten Charakteren zu suchen anfingen. Huxley legte seiner Klassifikation der Vögel die Konfiguration des Schädel-Kieferapparates zu Grunde. Die moderne Zoologie stützt sich im Wesentlichen auf den Typus der Ontogenese (R. Hertwig, Lang).

dem Urtheile der berufensten Fachforscher kann jetzt der Systematik keine höhere principielle Bedeutung mehr zugeschrieben werden.[1])

In der Neuzeit gelangt das einzelne Individuum in seinen somatischen Variationen mehr zu einer allgemeinen Geltung, insofern als es nicht nur seine Vorfahrenentwicklung zum Ausdrucke bringt, sondern auch in seinem Individualleben ein Stück der allgemeinen Phylogenese ist und als ein Grundglied weiterer Generationen die Entwicklungsrichtung derselben mit determinirt.

Zwei ganz gleich ausgebildete Lebewesen kommen nur ganz ausnahmsweise zur Hervorbildung bei geschlechtsgleichen Zwillingen. Sonst gilt das allgemeine Gesetz, dass alle Lebewesen untereinander durchaus verschieden sind. Nicht einmal beide Körperhälften ein und desselben Trägers sind genaue Gegenstücke, wie die Untersuchungen von Hasse in überzeugendster Weise dargethan haben. An dem Zustandekommen derartiger Verschiedenheiten können die verschiedensten Momente sich betheiligen. Eine jede Belastungsdeviation der Wirbelsäule führt eine Aenderung der betreffenden Beckengürtelhälfte und der zugehörigen Stützextremität herbei. Auch die bestehenden Unterschiede zwischen rechtem und linken Hoden, Nieren und den beiden Lungenhälften können auf korrelativ-mechanische Momente zurückgeführt werden. Auf die Funktionsausbildung der rechten oberen Extremität gründet sich auch die spezielle Entwicklung der rechten oberen Thoraxpartie. Kurz, individuelle Verschiedenheiten aller äusseren und inneren Organe bei Ausgewachsenen können — insofern sie nicht durch die Anlage bedingt werden — ohne jede Schwierigkeit auf korrelativ-mechanische Momente zurückgeführt werden.

Das thatsächliche Vorkommen von individuellen Variationen in allen Species, in allen Variationen, wie es seit Darwin von zahlreichen Biologen stündlich zu Tage gefördert wird, kann nur den Anhänger der Cuvier'schen Typenlehre überraschen, welcher das organische Leben als Emanation bis in das speziellste prädestinirter Qualitäten ansieht. Für denjenigen hingegen, welcher nur von der Materie und ihren Kräften ausgeht, ist die individuelle Variation eine aus den verschiedenen Lebensbedingungen sich herleitende logische Nothwendigkeit. Alle in der Neuzeit, besonders von amerikanischer und englischer Seite zahlreich emporsprossenden Theorien über Vererbung berücksichtigen und gehen aus von dem Faktor der individuellen Variationen. Weitgehende Variationen treten jedoch nicht nur nach der Geburt bei funktionirenden Organen auf, sondern kommen bekanntlich schon während des Fetallebens vor.

In früherer Zeit allerdings galt es in der Embryologie als Grundsatz — wenigstens ist dieses der Standpunkt wie er in

[1]) Möbius, Zoologische Jahrbücher, Bd. I, Heft I, Arbeit 1.

den Hand- und Lehrbüchern vertreten wird — dass die sogenannte „Entwicklung“ ein Vorgang sei, welcher bei einer jeden Species stets in gleicher schematischer Weise verläuft. Erst nach der Geburt sollten durch die variablen Verhältnisse der Aussenwelt somatische Verschiedenheiten erzeugt werden. Es ist ein grosses Verdienst von Roux, auch hierin Wandel geschaffen zu haben durch den Nachweiss, dass die embryonale Entfaltung nicht nur ein korrelativer, sondern auch, — wie für die niederen Formen, experimentell nachgewiesen werden kann — ein durch äussere Qualitäten abänderbarer Vorgang ist. Allerdings wurde ihm von seinen Gegnern eingewandt, dass unter physiologischen Verhältnissen derartig gewaltige Abänderungen nicht vorzukommen pflegen. Die Richtigkeit des von Roux aufgestellten Principes der Massenkorrelation wurde jedoch hierdurch nicht im Geringsten tangirt. Manche Autoren lehrten auch nach wie vor immer weiter, dass die embryonale Ausbildung immer nach einer gleichen Norm verläuft und gaben auch weiterhin bei der Beschreibung von Stadien künstlich bebrüteter Hühnchen sogar Bruchtheile von Stunden besonders an.

Die Voraussetzung einer Norm der Fetalausbildung führte in ihren weiteren Konsequenzen dazu, dass alle Abweichungen von dem konstituirten Schema als Missbildungen aufgefasst werden mussten.[1]) Derartige Variationen sind aber eine so häufige Erscheinung, dass ein jeder Autor, welcher über ein reichlicheres Material verfügte, unbedingt gezwungen war, bei der Darstellung seiner Ergebnisse gewisse ihm besonders geeignet erscheinende Embryonen auszusuchen[2]) und dieselben als Stadien zu beschreiben.[3])

Eine Anzahl eigener Erfahrungen, sowie zahlreiche in der Literatur meist in der Form von Anmerkungen zerstreute Notizen belehrten mich, dass schon während des Embryonallebens Variationen eine entschieden grössere Rolle spielen als es gemeiniglich zugegeben wurde. Dieses war auch die Veranlassung, weshalb ich alle mir zugänglichen einschlägigen Fälle in einer besonderen Zusammenstellung der Oeffentlichkeit übergab.[4])

Bei vielen embryonalen Variationen bestehen die kausalen Ursachen in äusseren Qualitäten. Die Hauptrolle bei einer jeden embryonalen Entfaltung spielt die Besonnung und der richtige Wärmegrad. (Mehnert.)[5]) Verschiedene chemische Beimischungen des Wassers

[1]) Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. Morphologische Arbeiten, Band V, 1895a, S. 368, 387.

[2]) l. c. 1895a, S. 386, 387, 430, 443, 444.

[3]) l. c. 1895a, S. 430. Eine grosse Zahl mir nach dieser Publikation theils mündlich oder schriftlich zugegangener Benachrichtigungen haben mir hierüber unbedingte Bestätigung gegeben.

[4]) l. c. 1895a, S. 386, 444.

[5]) E. Mehnert, 1895b. Amnionentfaltung und Amnionfunktionen.

kommen auch hierbei in Frage (Herbst, Lithionlarven).[1]) Die individuelle Menge des Dotters kann auch nicht gleichgültig sein (Samassa).[2]) K. E. v. Baer[3]) hat Verschiedenheiten der Entfaltung bei verschieden alten Hühnereiern gesehen. Bonnet[4]) macht das Alter der Elternthiere für Verschiedenheiten des Keimes verantwortlich. Hubrecht[5]) führt Verschiedenheiten bei den einzelnen im selben Tragsacke befindlichen Säugethierembryonen zurück auf die morphologischen Differenzen der Placentainsertionsstellen. Auch Jahreszeit, Witterung,[6]) Schwankungen des Erdmagnetismus[7]) gehören zu den Qualitäten, welche unter Umständen die individuelle Entfaltung abändern und beeinträchtigen können.

Physikalische Erklärungen genügten, um eine sehr grosse Zahl embryonaler Variationen zu erklären. Für manche einschlägige Fälle sind Verschiedenheiten, äussere Qualitäten absolut auszuschliessen gewesen. Bei solchen war ich daher gezwungen auf specifisch atavistische Gründe zu rekurriren[8]). Damals als ich diese Behauptung aufschrieb, handelte es sich für mich um eine wenig scharf umschriebene Hypothese. Nach den in vorliegender Abhandlung niedergelegten Erfahrungen eines weiteren Jahres, hat dieselbe eine Bestätigung gewonnen und schärfer begrenzte Gestalt angenommen.

Ein jedes Skelettstück, welches in der Embryonalzeit zur Entfaltung gelangt, lehrt bekanntlich, dass die Stufe seiner, für das betreffende Individuum zu erreichenden, geweblichen Ausbildung in strikter Abhängigkeit steht von dem Zustande, welchen das determinirende Organ bei seinen Vorfahrenthieren einnahm. Amphioxus Nachkommen entfalten in der Jetztzeit erst ein vorknorpeliges Skelet, weil ihre Vorfahren selbst bisher kein höheres entwickelt haben. Knorpelfische entfalten schon während ihrer Embryonalperiode die nächst höhere Stufe der geweblichen Ausbildung zu Knorpel. Es ist bekannt, dass die Feten aller höheren Vertebraten bereits Ossifikationen zu bilden in der Lage sind.

Der primäre Grund für eine jede histologische Entwicklung beruht aber — wie ich an früherer Stelle gezeigt habe (S. 117) — nur in einer Zu- und Abnahme der Funktionen. Von ihr allein geht aus die Vorknorpelentwicklung, die Knorpelentwicklung (S. 113) und

---

[1]) E. Mehnert, 1895a, S. 415.
[2]) Samassa, 1895, 1896.
[3]) E. Mehnert, 1895a, S. 387, 424.
[4]) Ibid. 1895a, S. 424, 426.
[5]) Ibid. 1895a, S. 418, 426.
[6]) Ibid. 1895a, S. 443.
[7]) Ibid. 1895a, S. 416.
[8]) Ibid. 1895a, S. 438.

die Knochenbildung (S. 117). Es lässt sich sogar nachweisen, dass in den zeitgenössischen individuellen Phylogenien die Osteogenese direkt beeinflusst wird von gewissen Funktionen (späte Epiphysenkerne S. 111). Das Resultat lautete allgemein gefasst: Die histologischen Stufen sind Hervorbildungen der Funktionen.

Wenn also, — wie die Erfahrungen seit Dezennien übereinstimmend ergeben — Individuen schon während ihrer Fetalperiode im Stande sind, jene histologischen Differenzirungen zu entfalten, welche von ihren Vorfahren erst einzeln durch die Funktion entwickelt und erworben werden mussten, dann liegt hierin ein Beweiss, dass in der Phylogenese erworbene Eigentümlichkeiten direkt auf ihre Nachkommen vererbt werden.

Es besteht jedoch nicht nur diese strikte Proportionalität in der Vererbung der in der Einzelevolution auftretenden histologischen Gewebsstufe, sondern auch die Intensitäten sowohl der phyletischen Entwicklung als auch der ontogenetischen Entfaltungen stehen in einem bis auf das minutiöseste striktem Korrelationsverhältnisse. Alle die zahlreichen von mir ausgeführten Accelerations- und Retardationsbestimmungen bei den verschiedenen Organenentfaltungen sind weiter nichts als Relativbezeichnungen für die verschiedenen Intensitäten ein und desselben Prozesses, betrachtet von dem Standpunkte der bei einem ursprünglichen, konservativen Organe angenommenen Orthochronie. Weil es sich also bei einer jeden Organogenese um analoge Vorgänge handelt, dürfen alle Organausbildungen auch unter einander direkt verglichen werden.

Es ist möglich, den Verlauf einer jeden einzelnen Organentfaltung graphisch in Gestalt einer bestimmten Kurve darzustellen. Das gesammte Leben eines Individuum kann analysirt werden in eine ebensogrosse Anzahl von kleineren specifisch gestalteten Kurven, als überhaupt Organentfaltungen noch zur Anlage kommen.[1]) Bei den progredienten, sich accelerirt entfaltenden Organen, würde diese Kurve gleich von Anfang an steil aufsteigen, einen hohen Gipfel erreichen, lange auf der Höhe bleiben um dann langsam herabzusteigen. Die Kurve eines retardirten, regressiven Organes würde an und für sich erstlich relativ kurz sein und eine flache Form zeigen; sie würde sanft ansteigen und ebenso sanft abfallen.

Eine jede Einzelkurve einer individuellen Organentfaltung ist aber nur die genaueste Wiedergabe derjenigen Kurvenerhöhung oder Kurvensenkung, welche das homologe Organ bei den Vorfahren in seiner phylogenetischen Entwickelung durchgemacht hat. Bei fortschreitender

---

[1]) K. E. v. Baer hat auch gezeigt, „dass die Gesammtmasse der organischen Welt als eine Kurve gedacht werden könne, welche vom Aequator nach den Polen sich senkt.“ 1864, S. 196.

einem gewissen Kulminationspunkte entgegen eilender, progressiver Organentwicklung (in der Phylogenese) verläuft auch die ontogenetische Organentfaltung prolongirt und accelerirt. Beim phyletischen Rückschritte in der Ausbildung verkürzt sich und mindert sich auch die Intensität der Entfaltung. Nur von diesem Gesichtswinkel aus betrachtet wird es verständlich wie eine bis in das Detail minutiöse Proportionalität zwischen phyletischer Bildungsart und ontogenetischer Entfaltung herrschen kann. Der stark rudimentäre später einfingerige Flügel des Apteryx entfaltet sich ungleich retardirter (S. 77) als der minder reducirte noch dreifingerige Flügel des Strausses (S. 39, Tabelle). Der Daumen und die Grosszehe des Rindes (S. 49) und Strausses (S. 31) sind keine bloss ephemeren Erscheinungen, sie lassen sich noch durch viele Stadien hindurch verfolgen, zeigen jedoch kaum mehr als eine Vorstufe des Knorpels. Der zweite und fünfte rudimentäre Strahl zeichnen sich in beiden Species durch eine exquisite Verlangsamung der histologischen Differenzirung aus (S. 28, 34, 51), erreichen jedoch die Knorpelstufe und bilden beim Schweine sogar noch zum Theil persistentes Knochengewebe. Allen voran eilen die bleibenden Organe. Unter diesen zeigen wiederum die stärksten Grade von Acceleration die am meisten progredienten Organgruppen, die progredienten Finger (Strauss, Rind 3 und 4 (S. 50), Flügel 3 (S. 51), Amphibien 1 und 2 (S. 55) und unter den Gliedmaassen die vordere Extremität der meisten Vertebraten mit Ausschluss des Strausses (S. 34—40).

Progredienz und Regressivität sind Eigenthümlichkeiten der Organe, die erst im Laufe der individuellen Phylogenie vom Einzelindividuum durch seine Funktionen, in seiner Funktionsepigenese (S. 99, 125), mühsam erworben werden müssen. Wenn aber solche Erscheinungen, die in der Phylogenese erst acquirirt werden, sich in proportionaler Weise in zeitlichen Regulirungen der Nachkommenentfaltung kundgeben (Acceleration und Retardation S. 77), dann muss auch ohne weiteres zugegeben werden, dass eine direkte, bis in das Detail minutiös geregelte Vererbung acquirirter Eigenschaften besteht.

Ganz gleiche Organe [1]) giebt es aber ebenso wenig als ganz gleiche Individuen (S. 131). Ein Wesen hat dieses, ein weiteres ein anderes Organ höher entwickelt und ausgebaut. Bei der von mir als strikt erkannten Uebertragung von Entwicklungserwerbungen auch auf die Nachkommen [2]) müssen auch alle diese verschieden hoch getriebenen

[1]) Hasse sagt (1888): „Kein grösserer Abschnitt des erwachsenen Körpers ist streng symmetrisch gebaut. Die Kopf-, Hals-, Brust-, Bauch- und Beckenhäften sind ungleich, ungleich auch die rechte und linke, obere und untere Extremität."

[2]) Die in vorstehender Arbeit erwiesene Vererbung acquirirter Eigenthümlichkeiten involvirt noch keineswegs, wie von vielen Experimentatoren seit Anfang dieses Jahrhunderts ganz mit Unrecht und deshalb vergeblich erwartet worden

Einzelfaktoren in entsprechender wesentlicher Weise zum Ausdrucke gelangen.

Es ist durch Nichts bewiesen, dass die Vererbung erst nach der Geburt beginnt. Wenn man überhaupt eine Vererbung annimmt, dann muss man konsequenter Weise auch zugeben, dass überhaupt während einer jeden Phase des Lebens, bis zum Geschlechtstode (Menopause beim Weibe), also auch schon während der ganzen Fetalperiode die Determinanten für die nächste Generation unter der direkten Herrschaft und dem Einflusse ihrer homologen Organe stehen müssen.

Ein Individuum, welches bereits in seiner Vorfahrenreihe ein Centrale oder ein Styloid verloren hat, kann ein solches, — weil es selbst

---

ist dass nach der Geburt exstirpirte Organe nicht mehr vererbt werden.

Eine kurze Betrachtung berechtigt zu einer solchen Behauptung. Die erste Furchungszelle hat zweierlei Derivate und zwar erstens Zellen, welche sich specifischen Funktionen widmen und hierbei Formumgestaltungen erfahren (somatische Zellen) und zweitens Zellen, welche bekanntlich eine genaue Wiedergabe der ersten Furchungszelle sind und es auch bleiben (Germinalzellen). Die Homologie von erster Furchungszelle und ihren Germinalnachkommen wird ausser durch ihre gleiche Abstammung auch noch bewiesen durch ihre Fähigkeit, gleich gestaltete Organismen hervorzubringen. Aus diesem Grunde sind wir auch genöthigt anzunehmen, dass in einer jeden einzelnen Germinalzelle auch die gleiche Zahl verschiedenartiger Organdeterminanten vorkommt wie in der Furchungszelle selbst. Eine jede, selbst die embryonale Keimdrüse, beherbergt in sich die folgende Generation; so erscheint ein jedes Individuum schon bei seiner Geburt „als Träger zweier Generationen seiner eigenen sowie der folgenden Generation". (Rauber, 1896, S. 79.)

Erst nach der Geburt vorgenommene Exstirpationen können daher auch die Determinanten für die nächste Generation nicht mehr zum Erlöschen bringen.

Die von mir als verlangsamt nachgewiesene Entfaltung bei phyletisch ausser Funktion gesetzten Organen berechtigt auch nur zu der einen Hoffnung, dass eine durch unzählige Generationen durchgeführte Verstümmelung auch einmal eine Verlangsamung und Verkürzung der individuellen Entfaltungsdauer bei den Nachkommen hervorrufen wird. Ob dieser Beweis je auf experimentellem Wege zu erbringen ist, erscheint noch unentschieden. Die Erfahrungen der Thierzüchter lehren und Ritzema Bos hat es durch Nachprüfungen bestätigt, dass bei Inzucht der ganze Stamm zu Grunde geht. Inzucht ist aber für diesen speziellen Fall eine Vorbedingung und bei Zuführung neuen Blutes wird der gewünschte Effekt aufgehoben oder kann jedenfalls sehr beeinträchtigt werden. Ausserdem beweisst die Natur in ihren zahlreichen Ausfallexperimenten bei rudimentär werdenden Organen, dass ganz ungeheuer lange Erdperioden nöthig sind, ehe Organe aus der Ontogenese zum Verschwinden gebracht werden. Dieses lehrt die phylogenetische Entwicklung des Vogelflügels.

Selbst die schon im Jura (Archaeopteryx) und in der Kreide (Odontornithiden) perfekte Reduktion der Randstrahlen des Flügels (S. 104, Anm. 2) hat bei den jetzigen Embryonen sowohl der Carinaten als auch der Ratiten eine pentadactyle Anlage des Flügels nicht zu verhindern vermocht. Zu dem gleichen Ergebnisse von Nichtunterdrückbarkeit der Organdeterminanten hat die stete Wiederneuentfaltung der zu Sports und anderen, Ritualzwecken, geübten Verstümmelung der Organe geführt.

auch nicht mehr über ein gleiches verfügt, — auch nicht mehr seinen Nachkommen überliefern. Hingegen dürfte ein anderes Individuum, welches selbst nur noch während der Embryonalzeit ein Centrale als Eigen besass, wohl im Stande sein, ein Homologon in den Germinalzellen für seine nächste Generation zu erwecken.

Bei einem jeden einzelnen Lebewesen sind die Organe ungleich entwickelt (Hasse). Ungleiche Organe dürften daher auch gar nicht im Stande sein eine gleiche Entfaltung der homologen Germinaldeterminanten zu provociren. Es ergiebt sich daher auch die zwingende Nothwendigkeit zu der Annahme, dass auch die homologen Organe in beiden Körperhälften sich verschieden entfalten. In der That wird gerade dieses als eine durchgehende Regel durch die Erfahrungen der Praxis bestätigt.

Flemming fand bei einem Kaninchenembryo, dass der Zusammenhang von Urogenitalleiste mit dem Ectoblaste auf beiden Seiten in verschiedener Ausdehnung bestand. Links war er in 84, rechts in 52 Schnitten zu sehen und betrug links 0,67 mm, rechts dagegen nur 0,42 mm.[1]) Ich verweise auch auf die vielen diesbezüglichen Mittheilungen Goette's, insbesondere auch auf die von ihm gemachte Beobachtung, dass der Kopfnierengang nicht nur in derselben Species bei den verschiedenen Individuen, sondern auch auf beiden Seiten desselben Embryo beträchtlich variiren kann.[2]) Keibel hatte die Güte, mir brieflich folgende Bestätigungen meiner in einer früheren Arbeit[3]) aufgestellten These zu übermitteln: „Individuelle Variationen in derselben Species, Variationen in der Anlage desselben Organes bei verschiedenen und dem gleichen Individuum, Variationen zwischen rechts und links habe ich nicht nur beim Schweine, sondern auch an zahlreichen anderen Embryonen beobachtet." Thilenius, welcher grosse Erfahrungen an 181 Händen von menschlichen Feten sammelte, hat sogar das Gesetz aufgestellt:[4]) „Nur eine Regel lässt sich aufstellen, dass nämlich accessorische Elemente stets in den beiden zugehörigen Händen vorkommen, wenngleich meistens in verschiedener Form und Grösse."[3])

Schon vor mehreren Jahren war mir die ungleiche Entfaltung symmetrischer Organe aufgefallen. Ich hatte zu einer bisher nicht publicirten Arbeit mehrere Wachsmodelle angefertigt von Beckengürteln einiger Säugethiere und später auch von Emys. Trotz der minutiösesten Sorgfalt erhielt ich immer nur Modelle, in denen beide Hälften ungleich waren. Die eine Beckengürtelhälfte war noch relativ klein, die andere etwas grösser. Ich kam zu dem mir damals absurd er-

[1]) E. Mehnert, Die individuelle Variation, 1895, S. 417, 443 V.
[2]) Ibid. 1895, Variation S. 401.
[3]) Ibid. S. 443, V.
[4]) G. Thilenius, 1896, S. 491.

scheinenden Resultate, dass in einem jeden Modelle eine jede Hälfte für sich in allen ihren Theilen zwar durchaus proportional, jedoch meistens ungleich entfaltet war als ihr Gegenstück. Ich stellte zuletzt alle meine Bemühungen ein, weil ich nahezu stets zu dem gleichen befremdlichen Resultate kam, dessen Erklärung mir damals noch fehlte.

Petersen, [1]) welcher bei His arbeitete, kam später zu dem gleichen Ergebnisse. Er hatte den Beckengürtel des Embryo LO [2]) durch eine Kombination der photographirten Schnitte in Wachs modellirt. Bei Betrachtung des resultirten Modells [2]) tritt die ungleiche Entfaltung nicht nur ohne Weiteres in überraschendster Weise entgegen, sondern sie ist auch der direkten Messung zugänglich. Die Firste des linken Hüftbeinflügels liegt in der Zeichnung [3]) ca. 15 mm weiter nach hinten als auf der rechten Seite. Die Konfiguration des Beckengürtels ist auf beiden Seiten eine durchaus verschiedene. Rechts steigt der Flügel des Hüftbeines sehr steil empor, links nähert er sich in überaus auffälliger Weise der Horizontalen.

Eine erneute Durchsicht aller meiner Serien sowohl durch die Extremitätengürtel als auch durch die freien Abschnitte der Gliedmaassen haben mir ergeben, dass in den symmetrischen Organen insofern eine grosse Uebereinstimmung herrscht, als eine jede Extremität in der überwiegendsten Anzahl von Fällen zwar die gleiche Anzahl von Skeletstücken in sich birgt, jedoch ist die Stufe der histologischen und Grössenentfaltung bei allen homotypen Organen in der Regel eine beträchtlich, unterschiedliche (z. B. Strauss S. 24, 26, 31, 41).

Alle in den Ontogenien auftretenden Verschiedenheiten der Entfaltung zwischen rechtem und linkem Gegenstücke werden jedoch verständlich, wenn man berücksichtigt, dass die Elternthiere selbst in der Regel nur über ungleich entwickelte Bilateralorgane verfügen, folglich auch garnicht in der Lage sind, ihren Nachkommen etwas zu überliefern, was sie selbst gar nicht besitzen — nämlich bilaterale Gleichheit. Diese Verschiedenheit in der Entfaltung von bilateralen Organen ist der allerbeste Beweis, mit welcher Exaktheit ein jedes einzelne Organ seine speciellen Eigenthümlichkeiten auf die homologen Determinanten für spätere Generationen zu übertragen im Stande ist.

Von den obig dargelegten Gesichtspunkten aus kann man alle organischen Variationen, die sowohl in der Embryonalperiode als auch

---

[1]) Petersen, 1893, S. 66—96.
[2]) LD. ♀ SS. 25 mm NL.
[3]) Petersen, 1893, l. c. Taf. VIII, Fig. 22

überhaupt während des ganzen Lebens vorliegen, auf folgende Weise definiren: Die individuellen, aus einer phyletisch verschiedenen Funktionsausbildung sich primär herleitenden Variationen der Elternthiere bedingen eine verschieden zeitige, verschieden lange dauernde Entfaltung der Nachkommenorgane, die sich wegen der im Einzelfalle differirenden Intensitäten dieses Entfaltungsprocesses unter dem allgemeinen Bilde embryonaler Variationen, und bei den bleibenden Organen auch in bleibenden Variationen des Körperbaues präsentiren.[1])

Ein jedes einzelne Lebewesen bildet, durch die in der nachembryonalen Zeit in Folge seiner Entwicklung erworbenen Eigenthümlichkeiten ein selbstständig unbekümmert um seine Speciesgenossen fortschreitendes Grundglied für neue divergirende Nachkommenketten. Die scheinbare Uniformität mancher nahe verwandter Thiere, welche es sogar dem Praktiker ermöglicht, gewisse Species, gute und schlechte Arten u. s. w. u. s. w. aufzustellen, beruht nur auf der unter ähnlichen Lebensverhältnissen und ähnlichen Funktionen statthabenden ähnlichen individuellen Entwicklung.

Die in jeder Hinsicht bis in das Detail durchgeführte Proportionalität der Verknüpfung von phyletischer Entwicklung und ontogenetischer Entfaltung (S. 77, 99), kann garnicht anders verstanden werden als nur durch die eine Annahme, das schon seit Beginn des ersten organischen Lebens alle Determinanten für die nächsten Generationen unter dem ständigen Einflusse der homologen Elternorgane lagen. Daraus folgt auch, dass in der individuellen Phylogenie eines jeden Einzelwesens der Jetztzeit der durch die funktionelle Epigenese erworbene Betrag, oder der durch die Funktionsatrophie verlorene Besitz in ständig entsprechender Weise die Organdeterminanten für die Nachzeit modificirt.

Diese Beeinflussung kann nur nach Art eines Reflexes gesetzmässig erfolgen, denn sonst wäre es ganz unmöglich, dass auch das Detail der von einem jeden Individuum erworbenen Entwicklung sich bei seinen Nachkommen wiederholen kann in gleicher Aufeinanderfolge, in gleicher Proportionalität und auch sonst in minutiösester histologischer Uebereinstimmung.

---

[1]) Mit Ausnahme der korrelativen, von mir als metrothen bezeichneten (S. 108) direkten Abänderungen, bestehen überhaupt alle embryonalen Unterschiede nur auf zeitlichen Variationen. Selbst so auffällige Erscheinungen, wie die vorknorplige, knorplige und knöcherne Connascenz sind nichts anderes als Produkte einer sehr accelerirten histologischen Differenzirung (S. 69). Das Auftauchen des uralten Intermedium antebrachii (S. 62) erst in der zweiten Hälfte der Embryonalperiode des Strausses (S. 33) ist auch nur ein exquisiter Fall des anderen Extremes — der Verlangsamung der Entfaltung.

Wenn alle Organdeterminanten jeweilig der Modificirung von Seiten ihrer Elternorgane unterstehen, dann muss auch ohne Weiteres zugegeben werden, dass diejenigen unter ihnen, welche am längsten einer solchen Beeinflussung unterliegen, auch besonders geeignet sein werden, die von ihren direkten Vorfahren erworbenen Eigenschaften und Eigenthümlichkeiten zu acquiriren.

Es ist schon seit langer Zeit von Seiten vieler scharfer Beobachter[1]) und Leuten der praktischen Erfahrung, Züchtern und insbesondere Klinikern behauptet worden, dass bei der Vererbung der mütterliche Einfluss eine prävalirende Rolle spielt.[2])

Die biologischen Differenzen, unter denen sich die Germinalzellen von Mann und Weib bis zu ihrer physiologischen Bestimmung befinden, erklären diese Verschiedenheiten in unzweideutigster Weise.

Nach den Ergebnissen von Waldeyer werden beim menschlichen Weibe nach dem zweiten Lebensjahre keine neuen Eizellen mehr angelegt. Daraus folgt, dass die bis zur Menopause noch proliferationsfähigen Eizellen mindestens 43 bis 45 Jahre mit ihrer Trägerin verbunden sind und diese lange Zeit zur Verfügung haben, die während dieser Periode von derselben gewonnenen Entwicklungen auch sich selbst zu eigen zu machen.

Anders verhält es sich mit den männlichen Germinalzellen. Es sind Lebewesen von unvergleichlich kürzerer Lebenszeit. Sie werden in überaus grossen Mengen producirt, lösen sich von ihrem Mutterboden los, führen ein freies Dasein und werden alsbald in Millionen schubweise nach aussen geschafft.

Meist werden wohl zwischen Reife und Ejakulation einige Wochen vergehen. Selbst wenn man auch einige Monate annimmt, so muss man immerhin zugeben, dass — bei vorausgesetzt gleicher erblicher Uebertragbarkeit bei beiden Geschlechtern — die Decennien lebende, fixe Eizelle mehr Gelegenheit finden wird, sich mit Vererbungsqualitäten zu beladen als die einige Monate lebende freie Spermazelle.

Von diesen morphologischen und biologischen Gesichtspunkten aus muss daher der Erfahrung der Praxis unbedingt zugestimmt werden, dass die männliche Germinalzelle zwar eine gleichwerthige Vererbungsträgerin der allgemeinen Specieseigenthümlichkeiten ist, jedoch die weibliche Germinalzelle besonders geeignet und dazu bestimmt ist, die durch die individuelle Entwicklung erworbenen Eigenthümlichkeiten von Individuum zu Individuum zu übertragen.

---

[1]) Schopenhauer, A., Die Welt als Wille und Vorstellung, Bd. II, Sechste Auflage von J. Frauenstädt, 1887, S. 591—607. Kapitel 43, Erblichkeit der Eigenschaften.

[2]) Emminghaus, H., Allgemeine Psychopathologie zur Einführung in das Studium der Geistesstörungen. Leipzig 1898 S. 320.

Die Erfahrung, dass eine jede individuelle Entwicklung auch eine Vermehrung der den Nachkommen zur Disposition gestellten Entfaltungsenergien zur Folge hat, erklärt auch, weshalb die noch wenig entwickelten Lebewesen aus den untersten Klassen durchschnittlich noch eine geringe Entfaltungs- oder Lebensdauer haben. Hingegen dürfte es auch ebenso gerechtfertigt sein, wenn man auch weiterhin folgert, dass mit der progredienten Entwicklung der Thierformen in der Nachzeit auch die ontogenetische Entfaltung eine Verlängerung erfahren wird.[1]) Allerdings mag es sich um Erdperioden handeln, ehe eine merkliche Zunahme des Lebensalters konstatirt werden wird, ebenso wie grosse Zeiträume dazu nöthig waren, ehe der jetzige Mensch durch seine Phylogenese sich eine ontogenetische Entfaltungsenergie von einigen Tausend Tagen erwarb.[2]) Bei der Progredienz der organischen Entwicklung, wenigstens in der Klasse der Vertebraten, ist jedoch zu erwarten, dass der in der bisherigen phyletischen Entwicklung neu vermehrte Betrag an Entfaltungsenergien — welcher Neuerwerb unter den Begriff der Kainogenese fällt — sich auch weiterhin bethätigen wird,[3]) bis die allmähliche Abkühlung der Erdoberfläche allem organischen Leben ein gemeinsames Ziel setzen wird. — Das Endspiel der Erden wird dann selbst sein eine Wiedervereinigung[4]) und Aufgehen in ein All, von welchem sie einst ausgingen.[5])

[1]) Vorausgesetzt dass die in der jetzigen Erdperiode bestehende Produktion kleinerer Lebewesen gegenüber den Riesenformen der Vorwelt nicht schon ein Anzeichen ist für eine durch die Abkühlung der Erde und Abnahme ihrer freien physikalischen Intensitäten hervorgebrachte Abnahme der organischen Weiterentwicklungsfähigkeit.

[2]) K. E. v. Baer, 1864, S. 259. Ein Leben welches 80 Jahre dauert, beträgt 29200 Tage.

[3]) Giordano Bruno, Vom Unendlichen, dem All und den Welten. 1893, S. 90—93.

[4]) Giordano Bruno l. c. S. 88–90.

[5]) Robert Mayer, Beiträge zur Dynamik des Himmels. Mechanik der Wärme S. 159–302.

Literaturverzeichniss.

(Nach Jahreszahlen geordnet.)

1752. Swammerdamm, Bibel der Natur, worinnen die Insekten in gewisse Klassen vertheilt u. s. w. Leipzig.

56. Süssmilch, J. P., Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts. Berlin.

64. Wolff, C. Fr., Theorie der Generation. Deutsche Ausgabe.

1812. Cuvier, G., Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Regne animal. Annales du museum d'Histoire naturelle. T. XIX. Paris 1812.

12. Wolff, C. Fr., Ueber die Entwicklung des Darmkanals. Ausgabe von Meckel. Halle.

17. Pander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Würzburg.

21. Rusconi, M., Amours des salamandres aquatiques. Milan.

28. Baer, K. E. v., Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtungen und Reflexionen. Theil I. Königsberg.

35. Cuvier, G., Recherches sur les ossements fossiles. Atlas und Text. Quatrieme edition. Tome cinquieme. Sur les ossements fossiles des quadrupêdes pachydermes. Suite de la seconde Partie. Paris.

37. Baer, K. E. v., Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtungen und Reflexionen. Theil II. Königsberg.

39. Baer, K. E. v., Ueber die Verbreitung des organischen Lebens. Recueil des actes de la séance publique de l'academie des sciences, de St. Petersbourg. 1839. S. 143—193.

50. Brühl, C., Beiträge zur Anatomie der Haussäugethiere. Wien.

50—55. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin.

1853. Bendz, Haandbog i der physiologiske Anatomie af de alnimdeligste Danske Huuspattedyr. Förste Deel. Kjobenhavn.

60. Aristoteles, Ueber die Zeugung der Thiere. Ausgabe von Aubert und Wimmer. Leipzig bei W. Engelmann.

63. Bruch, C., Untersuchungen über die Entwicklung der Gewebe bei den warmblütigen Thieren. Frankfurt a. M.

63. Darwin, Ch., Ueber die Entstehung der Arten. Deutsch von G. Bronn-Weissmann.

64. Baer, K. E. v., Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. Theil I. St. Petersburg. Röttger.

64. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig.

64. Rambaud, A. et Renault, Ch., Origine et dèveloppement des os. Text und Atlas. Paris.

68. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig. S. 1—236.

70 a. Gegenbaur, C., Ueber das Skelet der Gliedmaassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmaassen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschrift. Bd. V.

70 b. — — Ueber das Gliedmaassenskelet der Enaliosaurier. Jenaische Zeitschrift. Bd. V, S. 332—349.

70. Will, H., Ueber Materie und Kräfte. Akademische Festrede.

71. Vogt, Karl, Lehrbuch der Geologie und Petrefaktenkunde. Bd. II. Dritte Auflage.

73. Rosenberg, A., Ueber die Entwicklung des Extremitätenskelets bei einigen durch Reduktion ihrer Gliedmaassen charakterisirten Wirbelthieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 23, S. 116—171. Taf. V—VIII.

75. Goette, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke.

76. Born, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morpholog. Jahrbuch, Bd. II.

76. Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Morphologisches Jahrbuch. Bd. I, S. 636—818.

76. Gegenbaur, C., Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphologisches Jahrbuch. Bd. I, S. 1—20.

76. Haeckel, Perigenesis der Plastitüde. Berlin.

76. Henke und Reyher, Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissensch. III. Abtheilung. Wien. Juli-Heft 1878.

1876. Hertwig, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, S. 347—434.

76. His, W., Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Archiv für Anatomie, Bd. I, S. 274 bis 290.

76. Rosenberg, E., Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, S. 83—199.

76. Goette, Al., Münchener Naturforscher-Versammlung. Septbr.

77. His, W., Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo I. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. II, S. 112—185.

77. Rauber, A., Die Feststellung der Röhrenknochen in den Gelenken und die Knochenform. Morphologisches Jahrbuch, Bd. III, S. 87—105.

77. Thacher, Median on paired fins a contribution to the history of vertebrate limbs. Transactions of the Connecticut Academy. Vol. III.

78. Balfour, Fr., A monograph on the development of Elasmobranches Fishes. London.

78a. Goette, Al., Zur Entwicklungsgeschichte des Gliedmaassenskelets der Wirbelthiere. Zoologischer Anzeiger, Jahrgang I, Nr. 11, S. 246.

78b. — —, Zur Entwicklungsgeschichte des Gliedmaassenskelets. Zoologischer Anzeiger, Jahrgang I, Nr. 14, S. 315—316.

78. Ruge, G., Zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fusssohle. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IV, S. 644—659.

78. — —, Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fusse der Säugethiere. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IV, S. 592—643.

79. Goette, A., Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmaassenskelets der Molche. Leipzig. S. 1—47, Taf. I—V.

79. Hoffmann, C. K., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Erste Serie. Separat-Abdruck aus dem Niederländischen Archiv für Zoologie. Bd. IV. Ueber den Carpus und Tarsus der Schildkröten.

79. Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage. Leipzig.

79. Mivart, Notes on the fins of Elasmobranch. ect. Transactions of the Zoological society of London. Vol. X.

1879. Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Erster Abschnitt. Einleitende Bemerkungen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. V, S. 562—661.

79. Scott, M. B. und Osborn, H. F., On some points in the early Development of the common Newt. Quart Journal of Microscopical Science, Vol. XIX.

79. Strasser, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. V, S. 240—316.

80. Balfour, Fr., Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. I. Jena.

80 a. Marsh, Ch., Odontornithes. A monograph of the extinct toothed birds of North America. Memoirs of the Peabody Museum of the Jale College. Vol. I. New Haven.

80 b. — —, The limbs of Sauranodon. American Journal of Science, Bd. XIX.

80. Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VI, S. 1—49.

80. Swirski, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechtes. Dorpat. Dissertation.

81. Balfour, Fr., Handbuch der vergleichenden Embryologie, Bd. II. Jena.

81 a. Marshall, M., On the Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranches. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXI.

81 b. Marshall, M. und Spencer, B., Observations on the cranial Nerves of Scyllium. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXI.

81. Salensky, Recherches sur le développement du Sterlet. Archive de Biologie, Th. II.

82 a. Gadow, H., Beiträge zur Myologie der hinteren Extremitäten der Reptilien. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VII, S. 329 bis 466.

82 b. Gadow, H., Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VII, S. 57—100.

82. Rauber, A., Galilei über Knochenformen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VII, S. 327—328.

1882. Rautenfeld, E. v., Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaassen von Ganoiden und Teleostiern. Dorpat. Dissertation.

82. Wiedersheim, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Erster Theil. Jena.

82. van Wyhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam.

83. Baur, G., Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VIII, S. 416.

83. Johnson, Alice, On the development of the pelvic girdle and skeleton of the Hind Limb in the Chick. Newnham College. Cambridge. Quarterly Journal of Microscopical science, Vol. XXIII, S. 399—412, Taf. XXVI, XXVII.

83. Morse, E. S., On the identity of the Ascending Process of the Astragalus in Birth with the Intermedium. Anniversary of Boston society of Natural History.

83. Weissmann, A., Ueber die Vererbung. Jena 1883.

84. Baur, G., Der Carpus der Paarhufer. Eine morphogenetische Studie. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 1884, S. 597—604.

84. Dames, W., Ueber Archäopteryx. Paläontologische Abhandlung von W. Dames und E. Kayser. Bd. II, Heft 3.

84. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mittheilungen aus der zoologischen Station, Bd. V, S. 161—197.

84. Leboucq, H., Recherches sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Archives de biologie, Tome V, S. 35—102, Taf. III, IV et V.

84. Rosenberg, E., Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat. Laakmann.

85. Retterer, Ed., Sur le développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les mammiféres. Thèse. Paris. Serie A, Nr. 516.

85. Ziegler, E., Lehrbuch der allgemeinen und speciellen pathologischen Anatomie, Theil II. Jena.

86. Fürbringer, M., Ueber Deutung und Nomenclatur der Muskulatur des Vogelflügels. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XI, S. 121—125.

86. Hoffmann, C. K., Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XI.

1886. Poirier, P., Du développement des membres. Paris.

86. Rabl, C., Ueber die Herzbildung bei Amphibien. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XII, S. 252—275, Taf. XV, XVI.

86 a. van Wyhe, Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilienembryonen. Zoologischer Anzeiger, IX. Jahrg., Nr. 237.

86 b. — —, Ueber Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. Anatom. Anzeiger, Jahrg. X, Nr. 238.

87. Froriep, A., Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfes. Anatomischer Anzeiger.

87. Moebius, Artbegriffe und ihr Verhältniss zur Abstammungslehre. Zoologische Jahrbücher, Bd. I, Heft I, S. 1.

88. Gegenbaur, C., Cänogenese. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg, am 20.—23. Mai. Erste Sitzung. Anatomischer Anzeiger, III. Jahrgang, Nr. 17 u. 18, S. 493—498.

88. Goette, A., Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis. Zoologischer Anzeiger, Nr. 275.

88. Hasse, C., Die Formen des menschlichen Körpers und die Formveränderung bei der Athmung. Jena. G. Fischer.

88. Hoffmann, C. K., in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. VI, Abtheilung III, Reptilien.

88. Ostroumoff, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. (Phrynocephalus helioscopus. Pall.). Arbeiten der Gesellschaft der Naturforscher an der Kais. Kasaner Universität, Bd. XX, Heft 3.

89. Duval, M., Atlas d'embryologie. Paris.

89 a. Gegenbaur, C., Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, S. 1—9.

89 b. — —, Bemerkungen über den M. flexor brevis pollicis und Veränderungen der Handmuskulatur. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, S. 483—489.

89. Hoffmann, C. K., Ueber die Metamerie des Nachhirns und Hinterhirns und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen. Zoologischer Anzeiger, Jahrgang XII. Nr. 310.

89 a. Kükenthal, W., Die Hand der Cetaceen. Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Erster Theil, Kapitel II. Jena.

89 b. Mehnert, E., Untersuchungen über die Entwicklung des

Beckengürtels bei einigen Säugethieren. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, S. 97.

1889. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, S. 113—253.

89. Roetter, Fr., Ueber Entwicklung und Wachsthum der Schneidezähne bei Mus. musculus. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, S. 457—477.

90. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers XV. Neue Grundlage zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheilung aus der zoologischen Station zu Neapel, 9. Bd., III. Heft.

90. Emery, C., Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets. Anatomischer Anzeiger, V. Jahrg., S. 283—294.

90. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Dritte Auflage. Jena.

90. Hoffmann, C. K., Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Reptilien 6, 3. I, II, III.

90. Kükenthal, W., Cetologische Notiz. Anatomischer Anzeiger. Bd. V, S. 709—710.

90. Leisering, Müller, Ellenberger, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugethiere. 7. Auflage. Berlin.

90. Mehnert, E.. Untersuchungen über die Entwicklung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVI, S. 537—571. Taf. XX.

90. Oppel, A., Ueber Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 36, S. 603—627.

91. Bonnet, R., Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere.

91. Hochstetter, F., Ueber die Entwicklung der Extremitätenvenen bei den Amnioten. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVII, Heft 1, S. 1—44, Taf. I—III.

91. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft, V. Versammlung, München, S. 85—107.

91a. Mehnert, E., Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (Os cloacae aut), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVII, Heft I, S. 100—123.

91b. — —, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria

taurica. Morphologische Arbeiten, Bd. I, S. 365—494, Taf. XVII—XXI.

1891. Röse, C., Ueber die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 38, S. 447—492.

91. Rosenberg, E., Ueber einige Entwicklungsstadien des Handskelets der Emys lutaria Marsili. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVIII, Heft I, S. 1—34.

91. Schmiedeberg, O., Ueber die chemische Zusammensetzung des Knorpels. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. 28, S. 354—404.

91. Zuckerkandl, E., Anatomie der Mundhöhle. S. 1—208. Wien.

92. Froriep, A., Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. Bd. 1891, S. 561 bis 605.

92a. Kükenthal, W., Zur Entwicklung des Handskelets des Krokodils. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIX, S. 42—56.

92b. — —, Mittheilung über den Carpus des Weisswales. (Bildung des Hamatum und das Vorkommen von zwei und drei Centralien). Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIX, S. 56—65.

92. Maurer, F., Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVIII, Heft II, S. 327—349, Taf. XI.

92. Parker, Jeffery, Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Philosophical transactions on the royal society of London. For the year MDCCCXCI, Vol. 182.

92. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIX, Heft I, S. 65—145, Taf. IV—VII.

92. Roux, W., Entwicklungsmechanik, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II, S. 415—445.

92. Weissmann, A., Eine Theorie der Vererbung. Jena. G. Fischer.

92. Wiedersheim, R., Das Gliedmaassenskelet der Wirbelthiere. Text und Atlas. Jena.

93. Bruno Giordano, Vom Unendlichen, dem All und den Welten. Verdeutscht von Dr. Kuhlenbeck. Berlin.

93. Kükenthal, W., Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Zweiter Theil, Kapitel VI, Die Bezahnung.

93. Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere.

I. Das Ichtyopterygium. Anatomische Hefte, Bd. III, Heft VIII, S. 1—160, Taf. I—VIII.

1893. Petersen, H., Untersuchungen zur Entwicklung des menschlichen Beckens. Archiv f. Anatomie, S. 66—67.

93. Wagner, Fr., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung von A. Weissmann. Biologisches Centralblatt, Bd. XIII, Nr. 11, 22 und Nr. 13, 14, Nr. 15, 6.

94. Hertwig, O., Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. Jena.

94. Norsa Elisa, Recherches sur la morphologie des membres antérieurs des oiseaux. Archives italiennes de biologie, Tome XXII, Fax II. Turin.

94. Ribbert, Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Mit einem Abschnitte über die Regeneration der Niere von Dr. Peipers. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. I, S. 69—91.

94. Roux, W., Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. I, Heft 1.

95. Goette, A., Ueber den Ursprung der Wirbelthiere. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, 1895, S. 12—29.

95. Haeckel, E., Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. III. Theil des Entwurfes einer systematischen Stammesgeschichte. Berlin.

95 a. Mehnert, E., Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. Morphologische Arbeiten, Bd. V, S. 386—444.

95 b. — —, Ueber Entwicklung, Bau und Funktion des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen an Emys lutaria taurica. Morphologische Arbeiten, Bd. IV, S. 207—274.

95. Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. II. Das Cheiropterygium. Anatomische Hefte, Bd. V, Heft XVI, S. 1—97, Taf. XXXI—XXXVIII.

95. Nasonow, N., Ueber Pterylosis der Embryonen des Struthio camelus. Zoologischer Anzeiger, Nr. 489, S. 1—4.

95. Pfitzner, W., Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätenskelets. VI. Die Variationen im Aufbau des Handskelets. Morphologische Arbeiten, Bd. IV, S. 347—570.

95. Rauber, A., Die Regeneration der Krystalle. Leipzig.

95. Rosenberg, E., Ueber Umformungen an den Incisiven der zweiten Zahngeneration des Menschen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXII, Heft III, S. 265—339.

1895 a. Roux, W., Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Funktionelle Anpassungen. Bd. I.

95 b. — —, Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Zweiter Band. Entwicklungsmechanik des Embryo. Leipzig.

95. Samassa, P., Ueber die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbelthieren. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, 1895, S. 130—142.

95. Strahl, H., Zur Geschichte der Reptilienentwicklung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. IV, 1894, S. 506—541.

95. Thilenius, G., Zur Entwicklungsgeschichte der Sesambeine der menschlichen Hand. Morphologische Arbeiten, Bd. V, Heft II, S. 309—340.

95. Wagner, Fr., Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie. Biologisches Centralblatt, Bd. XV, Nr. 21 u. 22.

96. Hammar, A., Durch welche Faktoren wird die Chondroidwandlung in den Gelenken hervorgerufen? Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. II, S. 559—563.

96. Hanau, A., Nachtrag zur Arbeit des Herrn Koller ebendaselbst S. 656—659.

96. Hochstetter, F., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems der Monotremen. Abdruck aus Semon. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Gustav Fischer.

96. Koller, H., Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen im Stande Knorpel zu bilden. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. II, 1896, S. 624—655.

96. Lazarus, S. P., Zur Morphologie des Fussskelets. Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXIV, Heft I.

96. Mehnert, E., Ueber Ursprung und Entwicklung des Haemovasalgewebes (Gefässhofsichel) bei Emys lutaria taurica und Struthio camelus. Morphologische Arbeiten, Bd. VI, S. 1—47.

96. Mollier, S., Zur Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anatomischer Anzeiger, Bd. XII, Nr. 8, S. 193—197.

96. Pfitzner, W., Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätenskelets. VII. Die Variationen im Aufbau des Fussskelets. Morphologische Arbeiten, Bd. VI, Heft II, S. 245 bis 527.

96. Samassa, P., Studien über den Einfluss des Dotters auf die

Gastrulation und Bildung des primären Keimblattes der Wirbelthiere. I. Selachier, S. 127—169. II. Amphibien, S. 370 bis 394. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. II.

1896 a. Thilenius, G., Untersuchungen über die morphologische Bedeutung accessorischer Elemente am menschlichen Carpus und Tarsus. Morphologische Arbeiten, Bd. V, Heft 3, S. 462—554.

96. b — —, Zur Entwicklungsgeschichte der Sesambeine der menschlichen Hand. Morphologische Arbeiten, Bd. V, Heft II, S. 309—341.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.

Uebersicht der auf Tafel I—III benutzten Abkürzungen.

Al.	= Alantois.
C.	= Carpale.
Centr. tars.	= Centrale tarsi.
Cpl. Plt.	= Carpalplatte.
c. r.	= Centrale radiale.
c. u.	= Centrale ulnare.
Ext. L.	= Extremitätenleiste.
F.	= Fibula.
f.	= Fibulare.
Fm.	= Femur.
Fs.	= Fuss.
Gf.	= Gefäss.
Gel.	= Gelenkanlage.
H.	= Herz.
Hd.	= Hand.
Hm.	= Humerus.
I.	= Intermedium.
I + t.	= Intermediotibiale.
Mc.	= Metacarpale.
Mt.	= Metatarsale.
Pgmt.	= Pigment.
R.	= Radius.
r.	= Radiale.
re.	= Radiales Radienrudiment (Radiale externum).
Rnd. V.	= Randvene.
T.	= Tibia.
t.	= Tibiale.
Tars. d.	= Tarsale distale.
Tars. p.	= Tarsale proximale.
U.	= Ulna.
u.	= Ulnare.
u. e.	= Ulnares Radienrudiment (Pisiforme).
Verg.	= Vergrösserung.

Tafel I.

Emys lutaria taurica.

Fig. 1—19 sind Oberflächenaufnahmen. Die Kontouren derselben wurden vermittelst einer Camera lucida nach Thoma bestimmt. Fig. 20 bis 29 geben mikroskopische Schnitte wieder.

Fig. 1. Seitenansicht eines Embryo. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 2. Rumpfpartie eines älteren Embryo mit beginnender Alantoishervorstülpung. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 3. Linke Hand. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 4. Rechte Hand. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 5. Rechter Fuss. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 6. Linker Fuss bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 7. Linke Hand bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 8. Innenseite des rechten Fusses. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 9. Rechte Hand. Länge des Rückenschildes 6 mm. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 10. „ „ „ „ „ 6,5 „ „ „
Fig. 11. „ „ „ „ „ 7 „ „ „
Fig. 12. „ „ „ „ „ 9 „ „ „
Fig. 13. „ „ „ „ „ 10,5 „ „ „
Fig. 14. „ „ „ „ „ 15 „ „ $\frac{5}{1}$.
Fig. 15. Linker Fuss. Vergr. $\frac{10}{1}$.
Fig. 16. Rechter Fuss. Plantarfläche. Exemplar Nr. 4. Vergr. $\frac{2}{1}$.
Fig. 17. Linker „ „ „ „ 5. „ „
Fig. 18. Rechte Hand. Volarfläche. „ „ 4. „ „
Fig. 19. Linker Fuss. Plantarfläche. „ „ 4. „ „
Fig. 20. Hand. Serie 9. Zweite Reihe. Erster Schnitt.
Fig. 21. Fuss. Serie 11. Zweite Reihe. Dritter Schnitt.
Fig. 22. Hand. Serie 3. Zweite Reihe. Dritter Schnitt.
Fig. 23. Fuss. Serie 13. Erste Reihe. Letzter Schnitt.
Fig. 24. Fuss. Serie 44. Dritte Reihe. Drittletzter Schnitt.
Fig. 25. Fuss. Serie 44. Zweite Reihe. Dritter Schnitt.
Fig. 26. Hand. Serie 12. Dritte Reihe. Dritter Schnitt.
Fig. 27. Fuss. Serie 15. Zweite Reihe. Letzter Schnitt.
Fig. 28. Fuss. Serie 15. Zweite Reihe. Vorletzter Schnitt.
Fig. 29. Hand. Serie 1 NF. Dritte Reihe. Erster Schnitt.

Tafel II.

Struthio camelus.

Fig. 39—44 hintere Extremität. Fig. 45—58 vordere Extremität. Fig. 30—39 und 45—54 sind achtmalige Vergrösserungen des Originals.

Fig. 40 ist viermal, Fig. 55 zweimal vergrössert. Fig. 41—44 und 56—58 geben die natürliche Grösse wieder.

Fuss.

Fig. 30. Aussenfläche. Fig. 35. Innenfläche. Embryo 59 (EA).
Fig. 31. „ Fig. 36. „ „ 60 (EB).
Fig. 32. „ Fig. 37. „ „ 61 (EC).
Fig. 33. „ Fig. 38. „ „ 62 (ED).
Fig. 34. „ Fig. 39. „ „ 63 (EE).
Fig. 40. Fuss eines Embryo aus der dritten Woche (ca. 16 Tage alt).
Fig. 41. Seitenansicht eines Fusses aus der vierten Woche (ca. 28 Tage alt).
Fig. 42. Obere Ansicht desselben Fusses.
Fig. 43. Seitenansicht eines Fusses. Drei Tage altes Nestjunges.
Fig. 44. Fussskelet eines Nestjungen aus der zweiten Woche.

Flügel.

Fig. 45. Innenfläche. Fig. 50. Aussenfläche. Embryo 59 (EA).
Fig. 46. „ Fig. 51. „ „ 60 (EB).
Fig. 47. „ Fig. 52. „ „ 61 (EC).
Fig. 48. „ Fig. 53. „ „ 62 (ED).
Fig. 49. „ Fig. 54. „ „ 63 (EE).
Fig. 55. Flügel eines ca. 16 Tage alten Embryo. Vergr. $\frac{4}{1}$.
Fig. 56. „ „ Embryo aus der vierten Woche.
Fig. 57. Flügelskelet eines 1 Tag alten Nestjungen.
Fig. 58. Flügel. Innenfläche. Nestjunges aus der ersten Woche. Embryo 59 (EA) entspricht seiner Ausbildung nach einem Hühnerembryo von vier Tagen.
Straussenembryo 60 (EB) = Hühnchen von 5 Tage.
„ 61 (EC) = „ „ 6 „
„ 62 (ED) = „ „ 7 „
„ 63 (EE) = „ „ 8 „
Tabelle hierzu auf S. 39.

Tafel III.

Struthio Fig. 59—67.

Fig. 59. Fuss. Embryo 61 (EC). Reihe 5. Schnitt 1. Vergr. $\frac{19}{1}$.
Fig. 60. „ „ 61 (EC). „ 4. „ 5. „ „
Fig. 61. „ „ 62 (ED). „ 2. „ 3. Glass 4.
Fig. 62. „ „ 63 (EE). „ 5. „ 5. Vergr. $\frac{19}{1}$.
Fig. 63. Flügel. Embryo ca. 16 Tage. Glass 2. Reihe 1. Schnitt 4. Vergr. $\frac{20}{1}$.
Fig. 64. Tarsus. Embryo ca. 16 Tage. Glass 2. Reihe 3. Schnitt 1. Vergr. $\frac{13}{1}$.

Fig. 65. Tarsus. Embryo ca. 16 Tage. Glass 2. Reihe 4. Schnitt 8. Vergr. $\frac{13}{1}$.
Fig. 66. Flügel. Embryo ca. 16 Tage. Glass 2. Reihe 2. Schnitt 3. Vergr. $\frac{66}{1}$.
Fig. 67. Tarsus. Embryo ca. 16 Tage. Glass B. Reihe 4. Schnitt 7 (3). Vergr. $\frac{66}{1}$.

Säugethiere und Carinaten.

Fig. 68.	Fuss. Maus.	Serie	9.	Glass	1.	Reihe	1.	Schnitt	7.	Vergr.	38.
Fig. 69.	Hand. Katze.	„	4.	„	1.	„	4.	„	2.	„	20.
Fig. 70.	„ „	„	1.	„	1.	„	3.	„	3.	„	20.
Fig. 71.	Hand. Rind.	„	4.	„	1.	„	4.	„	3.	„	20.
Fig. 72.	Fuss. Schaf.	„	10.	„	1.	„	3.	„	1.	„	19.
Fig. 73.	Hand. Schwein.	„	4.	„	1.	„	4.	„	1.	„	20.
Fig. 74.	„ Kaninchen.	„	6.	„	1.	„	2.	„	6.	„	21.
Fig. 75.	Fuss. Huhn.	„	14.	„	1.	„	2.	„	2.	„	25.
Fig. 76.	Flügel. Huhn.	„	7.	„	1.	„	3.	„	3.	„	25.

Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt

von

Dr. **Hugo Schmidt.**
(Aus dem anatomischen Institut zu Strassburg i. E.)

Hierzu Tafel IV u. V.

Durch die grundlegende Arbeit von Leichtenstern ist die Frage über die überzähligen Brustwarzen und -Drüsen beim Menschen in ein helleres Licht gebracht und dem Verständniss und der Erkenntniss näher gerückt. Während man früher von „Opus mirabile naturae ludentis", von Wirkung eines gehemmten oder vermehrten Bildungstriebes", von „une sorte de caprice on de bizarrerie", von „Verirrung vom Organisationsplane" sprach, wies Leichtenstern zum ersten Male klar und überzeugend auf Grund 13 eigener und 92 aus der Literatur gesammelter Beobachtungen nach, dass die accessorischen Brüste und Mammillen Bildungen sind, die „in ausserordentlich regelmässiger Weise (in 91 % der Fälle) unterhalb und nach einwärts, seltener oberhalb und nach auswärts von den normalen Mammillen an der Vorderseite des Thorax gelegen sind". Die anderen Fälle sind grosse Seltenheiten, finden aber ihre Analoga im Thierreich und können „als Beispiele eines nur noch weiter zurückreichenden Rückschlages auf noch entferntere Urahnen unseres wahrscheinlichen Stammbaumes" betrachtet werden.

Wenn hierdurch Leichtenstern die Fälle menschlicher Polymastie oder wie man jetzt besser sagt: Hyperthelie und Hypermastie, mehr vergleichend entwicklungsgeschichtlich, phylogenetisch erklärt, that

O. Schultze einen Schritt weiter durch die im Jahre 1892 erfolgte Entdeckung der sogenannten Milchlinie oder -leiste. Bei den Embryonen des Schweines, des Kaninchens, der Katze, des Fuchses etc. fand er nämlich eine schon bei schwacher Vergrösserung deutlich sichtbare lineäre Erhebung des Epithels, welche an der Seite des Körpers von der Achselhöhle bis zu der Inguinalgegend verläuft und welche als gemeinsame Anlage der sich bald differenzirenden einzelnen Milchhügel und Michdrüsenkeime zu betrachten ist. Er spricht im Anschluss daran die Vermuthung aus, dass diese gemeinsame Milchdrüsenanlage sich auch beim Menschen ontogenetisch, nicht blos phylogenetisch, nachweisen lassen müsse. Derselben Ansicht ist auch Bonnet in seinem Referate: Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie; cf.: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 2, 1892, S. 656.

Es ist mir nun gelungen, auf Grund der Untersuchung von 12 menschlichen Embryonen nachzuweisen, dass in einem gewissen Stadium der menschlichen fötalen Entwickelung, welches bezeichnet und begrenzt wird durch die Hinterhaupssteisslänge von 28 bis 60 mm, regelmässig eine mehrfache Anlage von Milchdrüsen vorhanden ist.

Meine Resultate habe ich kurz in dem Anatomischen Anzeiger XI. Band Nr. 23 1896, angegeben in der Mittheilung: „Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen.“ Zweck dieser Arbeit ist es, an der Hand von Zeichnungen meine mikroskopischen Befunde genauer zu beschreiben und auf diese Weise dem Urtheil und der Kritik zugänglicher zu machen.

Präp. 1 (Fig. 1—5) stammt von einem männlichen Embryo von 28 mm Hinterhauptsteisslänge (38 mm ganze Länge). Das oberflächlich abgetragene Hautstück hat eine grösste Breitenausdehnung (horizontal) von ca. 2 mm und eine grösste Längenausdehnung von etwa 6 mm und umfasst in seiner länglich-viereckigen Gestalt die normale Milchdrüsenanlage mit ihrer Umgebung bis zur Achselhöhle hin. Dasselbe wurde in 98 Serienschnitte von je 20 μ Dicke zerlegt. Die Schnittrichtung ist in diesem Falle parallel zur Längsachse des Körpers gewählt, also cranio-caudal. Schon unter den ersten 12 Schnitten, die mit der Axillargegend beginnen, ist im oberen, cranialen Drittel der Schnittlänge eine durch 5 Schnitte zu verfolgende, linsenförmige Epithelwucherung zu sehen (Fig. 1). Demnach ist die horizontale grösste Ausdehnung dieser Epithelanlage $5 \times 20 = 100$ μ; die direkte Messung der grössten vertikalen Ausdehnung ergiebt 140 μ, d. i. in der Figur 1 der Abstand der Punkte a und b, der den Durchmesser der von Huss, Gegenbaur u. A. als Hautwall beschriebenen Wucherung der embryonalen Cutis darstellt. Die beiden tiefsten Zellschichten der Epithelwucherung stehen parallel der muldenförmigen Vertiefung der

darunter befindlichen Cutis, die übrigen häufen sich in unregelmässiger Anordnung darüber. Das umgebende Epithel hat 3 bis 4 Zelllagen, von denen die unterste deutlich hohes Cylinderepithel zeigt, in regelmässiger Reihe angeordnet ist und den tiefsten Schichten des späteren Stratum Malpighi entspricht, während nach aussen hin das Epithel durch eine ebenfalls regelmässig angeordnete Reihe von platten Zellen abgeschlossen wird; auch über die linsenförmige Wucherung des Epithels geht diese Lage platter Zellen in gleichem Zuge hinweg. Das darunter liegende Gewebe ist das der embryonalen Cutis mit Unterhautzellgewebe.

Nach 15 Schnitten treffen wir dann, ungefähr gleichweit vom cranialen Ende der Schnitte entfernt, eine zweite Epithelwucherung an (Fig. 2), welche gleichfalls durch 5 Schnitte zu verfolgen, also auch eine horizontale Ausdehnung von 100 μ hat. In der cranio-caudalen Ausdehnung ist sie aber, wie auch die Figur es zeigt, kleiner, etwa 120 μ. Im Uebrigen ist der Aufbau, die Form der Wucherung linsenförmig, wie die erste, und entspricht genau den Figuren 5 und 8 der Tafel XXVIII von G. Rein: Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse.

Zehn bis elf Schnitte weiter beginnt eine durch sieben Schnitte sichtbare, tiefer in das Cutisgewebe eindringende, schon mehr zapfenförmige Epithelwucherung, welche ungefähr $^2/_5$ cranialwärts der ganzen Schnittlinie, also etwas mehr lateral und kaudal von den oberen Epithelanlagen gelegen ist. Da gerade diese Schnitte in der Serienreihe etwas in Unordnung und in Falten gerathen sind, so habe ich keine schöne, anschauliche Zeichnung davon liefern können. Ich verweise deshalb auf meine Figuren 11 d, 29 und 31 und die Figuren 6 und 10 der Taf. XXIII der oben citirten Rein'schen Arbeit; ihnen entspricht auch die in Rede stehende. Ich bemerke nur noch, dass ihre horizontale Ausdehnung 140 μ, ihre vertikale 120 μ beträgt.

Bald darauf, nach fünf weiteren Schnitten, zeigt sich, durch Stroma- und Areolar- (Warzen-) Zone angekündigt (G. Rein und Klaatsch), die Hauptdrüsenanlage. Sie liegt schon etwas unterhalb der Mitte der Schnittlängen, also etwas kaudalwärts von den oberen drei Drüsenanlagen. Die eigentliche Epithelwucherung ist durch 11 Schnitte zu verfolgen, ihre horizontale Ausdehnung beträgt also 220 μ, während die grösste verticale Ausdehnung 190 μ misst. Figur 3 zeigt den Schnitt durch die Mitte der Hauptmilchdrüsenanlage. Die ursprüngliche Kolbenform ist durch die sekundären Wucherungen und Sprossungen des Epithels an der Peripherie mehrfach durchbrochen und verändert. Die Differenzirung der Randzellen und der centralen beginnt schon: die peripheren Zellen der Drüsenanlage stehen regelmässiger, dem Rande parallel, ihre Kerne sind stärker gefärbt und dicht gedrängt nebeneinander; die centralen Zellen gruppiren sich um einen Mittelpunkt,

stehen lockerer nebeneinander und ihre Kerne färben sich nicht so intensiv wie jene. Um die Drüsenanlage herum erscheint die von G. Rein l. c. beschriebene Warzenzone, jene stärkere Anhäufung junger runder bis ovaler Zellen dicht an der Grenze der Cutis-Einsenkung. Unter der ganzen Anlage breitet sich das „Drüsenstroma", die „Stromazone" aus, eine parallel der Hautoberfläche gelegene breite Anhäufung von anderen jungen Zellen, welche das Gebiet für die wuchernden soliden Drüsensprossen und späteren Ausführungsgänge abgiebt. Links neben d. h. cranialwärts von der Hauptmilchdrüsenanlage liegt noch eine andere kleine, mehr hügel- als linsenförmige Epithelwucherung, welche aber trotz ihrer geringen cranio-caudalen Ausdehnung von 80 μ durch fünf aufeinander folgende Schnitte zu sehen ist, Fig. 3 d. Es ist bemerkenswerth, wie nahe diese kleine Anlage neben der Hauptdrüsenanlage gelegen ist. Weiter unten werden wir ähnlichen Befunden begegnen.

20 Schnitte weiter medial und auch etwas kaudal von der Hauptdrüsenanlage beginnen ziemlich gleichzeitig zwei (in der Fig. 4 nebeneinander), also cranio-caudal untereinander gelegene, linsenförmige Epithelanlagen (a und b der Fig. 4). Die vertikale Ausdehnung der Anlage a ist etwas grösser, wie die von b, und misst 130 μ gegen 120 μ bei b; dagegen ist die horizontale Dimension von a etwas geringer, denn diese Wucherung lässt sich nur durch fünf Schnitte verfolgen (sie beträgt also 100 μ), während b durch sechs benachbarte Schnitte (also = 120 μ) zu sehen ist. Der Abstand beider Anlagen beträgt 140 μ. Noch ist zu bemerken, dass das die Epithelanlagen umgebende Epithel höher ist, als das an den cranialen und caudalen Enden der Schnitte: letzteres zeigt eine dreifache Lage von Zellen, jenes eine vier- bis fünffache. Im Uebrigen gleichen sich in der Form beide Epithelanlagen untereinander sowohl, wie auch den ersten Epithelanlagen in Fig. 1 und 2. Mit dem letzten Schnitt, in welchem die Anlage b noch zu bemerken ist, erhebt sich ca. 450 μ cranialwärts wieder eine linsenförmige Epithelwucherung, die gleichfalls durch fünf weitere Schnitte zu sehen ist: ihre horizontale Dimension beträgt 100 μ, ihre vertikale ungefähr ebensoviel. Ganz am kaudalen Ende dieser die genannte Anlage enthaltenden Schnitte bemerkt man als letzte Epithelwucherung in dieser Schnittserie eine noch mehr hügel- wie linsenförmige Anlage (Fig. 5); sie ist, abgesehen von der der Hauptdrüsenanlage benachbarten Epithelanlage, die kleinste und besitzt in horizontaler, wie vertikaler Richtung eine Ausdehnung von 80 μ. Von der vorigen Epithelanlage liegt sie etwa 1,40 mm caudalwärts entfernt.

Präp. 2 (Fig. 6—10) stammt von einem Embryo mit 29 mm Kopfsteisslänge. Sowohl die rechte, wie die linke Brustseite wurde benutzt. Das verwendete Hautstück der linken Brustseite hatte annähernd die Gestalt eines langgestreckten Rechtecks, besass eine

durchschnittliche Breite von $2^1/_2$ mm und eine Länge von etwas über 6 mm. Es reichte medial bis fast an die Mittellinie, lateral bis an die hintere Axillarlinie; cranial wurde es von der Achselhöhle, caudal vom Rippenbogen begrenzt. Das Präparat wurde in toto in Lithioncarmin gefärbt und in 311 Serienschnitte zu 20 μ zerlegt, deren Richtung quer und senkrecht zur Richtung der Längsachse des Körpers gewählt wurde. In den Fig. 6—10, welche von dieser Schnittserie gezeichnet sind, ist links die laterale, rechts die mediale Seite.

In den ersten 41 Schnitten ist keine deutliche Epithelwucherung, noch Anlage zu bemerken. Die erste Anlage erscheint fast ganz am lateralen Ende des 42. Schnittes und erhält sich bis zum 46. Schnitt als eine kleine linsenförmige Anlage etwa von der Grösse jener kleinen mit d bezeichneten Anlage in Fig. 3. 12 Schnitte darunter und auch am lateralen Ende derselben, also wohl ziemlich direkt caudal von der vorigen Epithelanlage gelegen begegnen wir einer weiteren Epithelanlage, die sich bei ihrer im Uebrigen auch linsenförmigen Gestalt durch eine ziemlich bedeutende Wucherung in die Tiefe auszeichnet (Fig. 6). Ihre horizontale Ausdehnung a b beträgt 120 μ, ihre vertikale $5 \times 20 = 100$ μ.

Nach 16 weiteren Schnitten begegnen wir ebenfalls an der lateralen Seite einer zapfenförmigen, nur in 2 Schnitten vorhandenen Epithelwucherung, deren Gestalt der in Fig. 14 d gezeichneten entspricht.

Mit dem 9. Schnitt unterhalb derselben beginnt ungefähr in der Mitte der Schnitte (doch mehr lateralwärts gelegen) zugleich mit der Areolarzone der Hauptmilchdrüsenanlage, die noch etwas mehr lateral gelegen ist, eine in 5 Schnitten vorhandene, linsenförmige Epithelanlage von 80 μ horizontaler und 100 μ vertikaler (craniocaudaler) Ausdehnung (Fig. 7 d). Fig. 7 zeigt schön und anschaulich die Epithelanlage d in ihrer Beziehung zu der lateral daneben befindlichen Areolar- und der darunter hinziehenden Stromazone (st).

3 Schnitte weiter erscheint die eigentliche Hauptmilchdrüsenanlage, die in 8 auf einander folgenden Schnitten vertreten ist. Dieselbe hat wie die des ersten Präparates die Kolbenform (das vierte Stadium der Rein'schen Eintheilung) überholt und zeigt bereits verschiedene sekundäre Sprossen und solide Wucherungen der peripheren Zellschichten. Fig. 3 giebt bereits ein gutes Bild auch von dem vorliegenden Stadium. Ihre Dimensionen sind: 200 μ horizontale und 160 μ vertikale Ausdehnung.

Etwa $^1/_2$ mm lateral neben dieser Hauptdrüse liegt noch eine kleine linsenförmige epitheliale Wucherung, die nur in 2 benachbarten Schnitten zu sehen ist und der in Fig. 11 d wiedergegebenen gleicht.

Es folgt jetzt 15 Schnitte weiter unterhalb und etwas medial von der eigentlichen Hauptdrüsenanlage eine flachlinsenförmige Epithel-

anlage von 60 μ Breiten- und etwa 80 μ Längendurchmesser. Darunter folgt nach 3 Schnitten, aber wieder fast ganz lateral gelegen eine in 2 auf einander folgenden Schnitten vorhandene mehr zapfenförmige Epithelwucherung, ähnlich wie Fig. 14 d, nur dass vorliegende Wucherung senkrecht in die Cutis eindringt, während jene eine zur Oberfläche schräg verlaufende Richtung verfolgt.

Einer ähnlichen Epithelwucherung, klein, aber doch zapfenförmig in die Tiefe der embryonalen Cutis vordringend, begegnen wir dann noch nach drei weiteren Schnitten (Fig. 8), und ist in vier benachbarten Schnitten enthalten. Ihr Breitendurchmesser beträgt 60 μ, ihr Längendurchmesser 80 μ. Sie liegt ziemlich genau senkrecht unter der Hauptdrüsenanlage.

28 Schnitte oder 560 μ weiter caudal und in der Mitte der Schnitte gelegen (also ausgesprochen medial von der Hauptdrüsenanlage) trifft man auf eine kleine hügelförmige Epithelwucherung (Fig. 9) von etwa 50 μ Breiten- und 40 μ Längenausdehnung. Es ist das eine plötzliche Erhebung des Epithels von zwei- bis dreifacher Zellenlage zur doppelten Höhe. Eine ganz ähnliche Epithelwucherung findet sich 280 μ weiter unten direkt senkrecht unter der vorhergehenden.

Unter dieser hügelförmigen Epithelanlage zeigt sich zum Schluss noch eine recht bedeutende zapfenförmige Epithelanlage, wiederum 280 μ von der vorigen entfernt, aber etwas mehr lateralwärts gelegen, so dass diese wohl ziemlich direkt senkrecht unter die Hauptdrüsenanlage zu liegen kommt und etwa 2 mm davon entfernt ist (Fig. 10). Sie hat einen horizontalen Durchmesser von 100 μ und einen vertikalen von 120 μ. Bei dieser Epithelanlage ist eine vermehrte Anhäufung von jungen Zellen in der Cutis um das Bett der Wucherung unter dem Drüsenfeld in allen 5 bis 6 Schnitten nicht zu verkennen, wie das ja auch in der Zeichnung angedeutet ist. Man kann also hier von einer beginnenden Areolarzone sprechen, Fig. 10 ar. Die letzten 111 Serienschnitte enthalten keine Epithelanlagen mehr.

Alle aufgezählten Epithelanlagen befinden sich demnach in den ersten 200 Schnitten und sind alle in der lateralen Hälfte derselben vertheilt; und zwar sind die ersten drei Epithelanlagen ganz lateral (in der Axillarlinie) gelegen, die normale Drüsenanlage rückt dann etwas mehr medial; medial und lateral davon zeigen sich fünf kleinere Epithelanlagen; am weitesten medialwärts treten die nun folgenden beiden hügelförmigen Anlagen, während die letzte, zapfenförmige Epithelanlage wiederum mehr lateralwärts gelegen ist.

Die rechte Brustseite desselben Embryo wurde ungefähr in gleicher Ausdehnung und in langgestreckt rechteckiger Gestalt verwendet; nur war das Stück etwas kürzer. Es wurde in toto mit Lithionkarmin gefärbt und in 270 Schnitte, quer zur Längsachse des Körpers, à 20 μ zerlegt. In den Schnitten ist links = medial, rechts = lateral

(Fig. 11—14). Die ersten 6 Schnitte, die noch nicht die ganze Breite des Stückes besitzen, erhalten nur eine kleine linsenförmige Anlage, ähnlich wie in Fig. 3 d, lateral gelegen.

13 Schnitte darunter Beginn einer ziemlich bedeutenden zapfenförmigen Epithelanlage, an der Grenze des lateralen Drittels der Schnitte gelegen. Sie hat einen queren Durchmesser von 120 μ und einen Längendurchmesser (cranio-kaudal) von 140 μ. Lateral daneben (etwa 360 μ, also etwa $^1/_3$ mm davon entfernt) liegt eine viel kleinere, flach-linsenförmige Epithelanlage von etwa 80 μ Quer- und 80 μ Längsdurchmesser. Fig. 11 zeigt deutlich das Verhältniss zwischen Grösse und Lage beider Epithelanlagen d und d'. Bei der grösseren d fehlt auch nicht die schon oben bei Fig. 10 erwähnte und vorhandene Anhäufung von jungen Zellen an der äusseren Grenze der embryonalen Cutis, die Warzenzone a r.

10 Schnitte unterhalb, direkt senkrecht unter der Anlage d von Fig. 11 gelegen, eine weitere linsenförmige Anlage von etwa 140 μ Breiten- und 120 μ Längendurchmesser.

4 Schnitte darunter, aber an der Grenze des medialen Drittels der Schnitte gelegen, eine ähnliche linsenförmige Epithelanlage von nur etwas geringeren Dimensionen, etwa 120 μ Quer- und 100 μ Längendurchmesser.

In der Mitte dieser Serienschnitte beginnt schon die Stromazone der normalen Brustdrüsenanlage zu erscheinen und 7 Schnitte darunter (also in einer Entfernung von 140 μ) sind die Randzellen der kolbenförmigen, mit nur geringen Sprossen versehenen Hauptdrüsenanlage getroffen. Letztere ist durch zehn Schnitte zu verfolgen, hat also eine Längenausdehnung von 200 μ und besitzt auch einen gleich grossen Breitendurchmesser. Fig. 12 giebt die Hauptdrüsenanlage mit Warzen- und Stromazone in einem Querschnitt wieder, während ungefähr einen halben mm lateral daneben noch wieder eine kleine, etwa 40 μ im Durchmesser haltende, linsenförmige Epithelanlage liegt. Mit dem Verschwinden der Areolarzone im weiteren Verfolg der Serienschnitte zeigt sich dann ungefähr in gleicher Entfernung ($^1/_2$ mm) medial, wie die vorige lateral von jener Zone, also wohl ziemlich senkrecht unter jener, an der Grenze des medialen Drittels der Schnitte gelegenen, oben beschriebenen Epithelanlage, eine weitere, kleine, flachlinsenförmige Anlage von 60 μ Quer- und 80 μ Längendurchmesser.

5 Schnitte weiter unterhalb am lateralen Drittel der Schnitte eine etwa 50 μ im Durchmesser haltende, kurz zapfenförmige Epithelwucherung (Fig. 13).

8 bis 11 Schnitte weiter zeigen sich fast gleichzeitig 3 Epithelanlagen neben einander, unter welchen die mittlere die grösste ist und 80 μ im Quer- und ungefähr ebensoviel im Längendurchmesser besitzt (Fig. 14 d). Sie dringt in etwas schräg zur Oberfläche geneigter

Richtung zapfenförmig in die embryonale Cutis ein, an deren Grenze sogar eine geringe, aber immerhin deutliche Anhäufung von jungen embryonalen Bindegewebszellen zu bemerken ist. Rechts daneben enthält derselbe Schnitt noch eine kleine linsenförmige, etwa 40 μ messende Epithelanlage.

Links von der zapfenförmigen Epithelanlage ist dann in den nächsten beiden Schnitten eine gleichfalls 40 μ grosse epitheliale, linsenförmige Wucherung vorhanden. Die mittlere grösste liegt ungefähr wieder an der Grenze des medialen, die rechts davon gelegene an der Grenze des lateralen Drittels der Schnitte, während die links von jener gelegene nur ungefähr 160 μ vom medialen Ende der Schnitte entfernt liegt.

Durch die Gruppirung der Zeichnungen 11—14 unter einander habe ich zugleich mit der Gestalt und Form der einzelnen dargestellten Epithelanlagen auch deren craniale und caudale, laterale und mediale Vertheilung in Bezug auf die Hauptdrüsenanlage (in Fig. 12) zur Veranschaulichung bringen wollen.

Die nächsten 37 Schnitte enthalten überhaupt keine Epithelanlagen; dann folgt in den darauffolgenden 3 Schnitten eine etwa 60 μ im Durchmesser haltende Epithelanlage, ähnlich wie die in Fig. 12 d dargestellte.

Die letzte, kleine, linsenförmige Epithelanlage von 40 μ Durchmesser liegt 21 Schnitte unterhalb in geringer Entfernung vom medialen Ende der Schnitte.

In den darauffolgenden letzten 115 Schnitten ist keine Epithelanlage mehr vorhanden.

Präp. 3 stammt von einem menschlichen Embryo männlichen Geschlechts mit einer Hinterhauptsteisslänge von 34 mm. Härtung in Müller'scher Lösung und Alkohol, Stückfärbung in Alaunkarmin. Beide Brusthälften werden verwendet.

Linke Brustseite (Fig. 15—18): Das Stück hat keine regelmässige rechteckige Gestalt, sondern ist mehr in der Längsrichtung oval gestreckt; nur die mediale Seite verläuft ziemlich parallel dem Sternalrande, so dass in den Schnitten die genauere Bestimmung der Lage der einzelnen Epithelanlagen von der medialen Seite aus zu geschehen hat. Das Stück hat eine grösste Länge von etwas über 6 mm und eine grösste Breite von etwa $4^1/_2$ mm. Es wurde in 308 Serienquerschnitte von je 20 μ zerlegt.

Die ersten 81 Schnitte enthalten keine Epithelanlagen, vielleicht deshalb, weil gerade die laterale Partie des Hautstückes hier kaum bis in die Achselhöhle hineinreicht. Dann beginnt eine fast am lateralen Ende der Schnitte gelegene linsenförmige Epithelanlage von 140 μ Breite und ebensoviel μ Länge (Fig. 15). Mit dem letzten Schnitt, in welchem die Wucherung der vorigen Epithelanlage noch zu sehen ist,

beginnt, 680 μ medialwärts gelegen, eine zweite linsenförmige Epithelanlage, die etwas breiter und auch länger wie jene ist, und enthält in beiden Durchmessern 160 μ (Fig. 16). Die letzte linsenförmige Epithelanlage setzt sich nach abwärts, aber auch nach aufwärts als eine einfache lineäre Wucherung des Epithels noch weiter fort, so dass man dieselbe sowohl in etwa 3—4 vorhergehenden und in ebensoviel folgenden Schnitten nachweisen kann.

Die Fig. 15 und 16 zeigen bei schwacher (etwa 48facher) Vergrösserung nicht bloss die Anlagen als solche, sondern auch ihr Verhältniss zu einander, ihre Lokalisation neben einander. Die lateralen Ecken der Schnitte sind beide umgebogen. Die Anlage Fig. 15 liegt ganz in der Nähe des (lateralen) Winkels, welcher durch die Abknickung des Epithels entstanden ist. Die 5 Serienschnitte à 20 μ weiter caudal gelegene Anlage in Fig. 16 ist viel weiter medial gerückt; die Epithelanlage von Fig. 15 ist verschwunden und nur eine deutlich ausgeprägte Krümmung bei x zeigt noch die Stelle im Oberflächenepithel an, an welcher in den vorhergegangenen Schnitten jene Anlage 15 zu sehen ist. 5 Schnitte weiter unterhalb, in der medialen Hälfte des Schnittes gelegen, findet sich eine hügelförmige 80 μ im Durchmesser haltende Epithelwucherung, ähnlich der in Fig. 5 wiedergegebenen.

20 Schnitte weiter unten, aber ganz lateral gelegen, wieder eine kleine zapfenförmige, etwa 50 μ breite und lange Epithelwucherung (Fig. 17). Zugleich mit den Schnitten, welche diese Anlage enthalten, fängt in der Mitte der Schnitte die Stroma- und die Warzenzone der normalen Milchdrüsenanlage an; die Epithelwucherung selbst, welche schon deutliche sekundäre Sprossungen getrieben hat, demnach dem 5. Stadium der Rein'schen Eintheilung entspricht, erscheint wenige Schnitte weiter und hat eine grösste Breitenausdehnung von 220 μ und eine grösste Längenausdehnung von 180 μ.

Nicht unerwähnt lassen will ich noch, dass sowohl auf der medialen Seite jenes Schnittes, dessen laterale Hälfte in Fig. 16 wiedergegeben ist, eine ganz kleine sich in die Cutis einsenkende Epithelwucherung von 40 μ Durchmesser enthalten ist, als auch 300 μ oberhalb der normalen Milchdrüsenanlage ungefähr in der Mammillarlinie selbst eine solche von 40 μ Durchmesser. Ihr Repräsentant ist in Fig. 14d bereits abgebildet. Ihre Bedeutung als Milchdrüsenanlage wird meiner Ansicht nach trotz ihrer geringen Grösse dadurch dokumentirt und bewiesen, dass in beiden Fällen sich die Epithelanlage cranial und caudal in eine durch mehrere (bis zu 5) Serienschnitte weit zu verfolgende einfache Wucherung des Epithels fortsetzt.

Ungefähr $^3/_4$ mm medial von dem unteren Ende der Hauptmilchdrüsenanlage ist noch eine hügelförmige kleine Epithelanlage von etwa 40 μ im Durchmesser vorhanden, die auch schon etwas in das embryonale Cutisgewebe hineingewuchert, ähnlich wie in Fig. 12d.

Auch hier geht sowohl caudal, wie cranial die eigentliche Anlage in eine einfache, lineare Wucherung des Epithels über, die etwa in je 3 bis 4 Schnitten nachzuweisen ist.

28 Schnitte weiter unterhalb folgt eine kleine 40 μ im Durchmesser haltende, sich schräg in die Cutis einsenkende Epithelanlage, ähnlich wie in Fig. 13, welche wenig medial von der Mammillarlinie gelegen ist. In den nächsten 94 Schnitten sind nur 2 medial gelegene sehr kleine hügelförmige Epithelwucherungen nachzuweisen, die etwa 30—40 μ im Durchmesser haben, jedenfalls ganz unbedeutende Anlagen darstellen. Zum Theil sind übrigens die Schnitte mangelhaft wegen mehrfacher Defekte im Epithelüberzug. Dann kommt aber, ungefähr in der Mammillarlinie gelegen noch eine ziemlich bedeutende linsenförmige Epithelanlage (Fig. 18) von 160 μ Breite und etwa 120 μ Länge.

In den letzten 42 Schnitten, die ebenfalls durch Epitheldefekte gelitten haben, ist keine Epithelanlage weiter mehr nachzuweisen.

Die rechte Brustseite der 3. Präp. (Fig. 19—21) ist gleichfalls von unregelmässiger Gestalt; nur die mediale Seite des Stückes verläuft direkt neben und parallel dem Sternum. Seine grösste Ausdehnung in horizontaler Richtung beträgt $3^1/_2$—4 mm, seine grösste vertikale Ausdehnung $5^1/_2$ mm. Härtung in Müller und Alkohol. Stückfärbung in Alaunkarmin. Zerlegung des Stückes in ca. 280 Querschnitte à 20 μ.

In den ersten 36 Schnitten, die zum grossen Theil noch nicht die volle Breite des Stückes besitzen, keine Epithelanlagen.

In den nächsten 10 Schnitten folgt eine linsenförmige Anlage (Fig. 19) von 160 μ Breite und 200 μ Länge. Sie liegt fast in der Mitte der Schnitte, doch noch ein wenig auf der lateralen Seite.

Zugleich mit den letzten 4 Schnitten durch diese Epithelanlage zeigt sich 320 μ lateral davon eine zweite von etwas geringerer Ausdehnung, 140 μ Breite und Länge.

9 Schnitte unter dieser, aber auf der medialen Seite der Schnitte und auch medial von der bald darauf erscheinenden normalen Milchdrüsenanlage gelegen, erscheint eine dritte linsenförmige Epithelanlage von etwa 120 μ Breiten- und 140 μ Längenausdehnung, ähnlich wie in Fig. 16.

Gleich darunter, in der Mitte der Schnitte gelegen, erscheint die normale Milchdrüsenanlage. Ihre Längenausdehnung beträgt 200 μ, ihre Breitenausdehnung 220 μ. Sie befindet sich in demselben Stadium, wie jene in Fig. 3.

Lateral neben den ersten Schnitten durch diese Hauptdrüsenanlage, in einer Entfernung von 460 μ, liegt eine kleine zapfenförmige Epithelanlage von 40 μ Durchmesser, wie sie in Fig. 8 bereits zur Dar-

stellung gebracht ist. Sonst ist zu beiden Seiten der normalen Milchdrüsenanlage keine weitere Epithelanlage nachzuweisen.

8 Schnitte darunter und etwa 400 μ medial von der Mammillarlinie eine flach-linsenförmige Epithelanlage von 60 μ Durchmesser.

4 Schnitte weiter abwärts und etwa 400 μ lateral von der Mammillarlinie kommt eine 40 μ breite und etwa 80 μ lange zapfenförmig sich in die Tiefe senkende Epithelanlage (Fig. 20).

14 Schnitte unterhalb der vorigen, an der Grenze des medialen Drittels der Schnitte gelegen, eine schmale schräg sich in die embryonale Cutis einsenkende Epithelanlage, wie wir einer solchen bereits in Fig. 14 d begegnet sind. Ihre Dimensionen sind hier 20 μ Breite zu 40 μ Länge.

11 Schnitte weiter abwärts und nur wenig lateral von der vorigen Anlage eine weitere schräg in die Tiefe sich senkende, zapfenförmige Epithelanlage von 24 μ Breite und etwa 80 μ Länge (Fig. 21).

Die anderen noch übrig bleibenden Schnitte, etwa 170 an der Zahl, enthalten keine Epithelanlagen mehr.

Das vierte Präparat (Fig. 22—28) stammt von einem Embryo von 35 mm Hinterhauptsteisslänge. Härtung in Alkohol; Stückfärbung in Alaunkarmin.

Das Stück der linken Brustseite war 8 mm lang und durchschnittlich 4 mm breit, hatte eine ziemlich regelmässige rechteckige Gestalt, deren lange Seiten dem Sternum parallel verliefen. Es wurde in 403 Querschnitte à 20 μ zerlegt.

Die ersten 20—30 Serienschnitte zeigen vielfach Epitheldefekte, sind deshalb nicht gut verwendbar, enthalten aber jedenfalls keine sichtbaren Epithelanlagen. Die erste Anlage beginnt mit dem 50. Schnitt: fast ganz am lateralen Ende der Schnitte eine linsenförmige Anlage von 70 μ Breite und mindestens 80 μ Länge (in den Schnitten ist links lateral rechts medial).

Nur etwa 200 μ medial daneben eine mehr hügel- wie linsenförmige Anlage von 120 μ Breite und wenigstens 60 μ Länge (die genauere Angabe ist wegen der Defekte am Epithel nicht möglich).

7 Schnitte weiter unterhalb und gleichfalls am lateralen Ende der Schnitte gelegen treten zu gleicher Zeit 2 linsenförmige Epithelanlagen auf, die 320 μ von einander entfernt sind. Fig. 22 zeigt dieselben bei mittlerer Vergrösserung. Das laterale Ende des Schnittes ist etwas nach oben umgebogen. Von den beiden Anlagen a und b ist die erste nur etwas grösser wie die zweite; a ist 160 μ breit und 180 μ lang, b = 140 μ breit und höchstens 160 μ lang; die letztere ist ausserdem etwas flacher.

Kaum hören die letzten Querschnitte dieser Anlagen auf, so zeigt sich im folgenden Querschnitt, aber am sternalen Ende desselben,

eine weitere flach-linsenförmige Anlage von 100 μ Breite und 120 μ Länge.

5 Schnitte unter dieser kommt eine zapfenförmige Anlage von 120 μ Breite und ebenso viel μ Länge. Diese liegt aber wiederum weit lateralwärts und entspricht ungefähr der Lage der Anlagen von Fig. 22a und b; Fig. 6 und 11d zeigen bereits ähnliche Bildungen.

5 Schnitte weiter unterhalb beginnt dann eine Reihe sehr interessanter Schnitte, wozu die Zeichnungen 23, 24 und 25 entsprechende Illustrationen liefern sollen. Sie sind aus der nun folgenden nächsten Schnittreihe derart ausgewählt, dass zwischen Fig. 23 und 24 ein Schnitt à 20 μ fehlt, während 24 und 25 direkt auf einander folgen. Zur weiteren Orientirung sei bemerkt, dass durch c ungefähr die Mammillarlinie hindurchgeht. Wir bemerken nun in den 3 Figuren an 4 fast gleich weit von einander entfernten (etwa 300—400 μ) Stellen a, b, c und d epitheliale Anlagen, bei denen man beobachten und kontroliren kann, wie die einzelnen Anlagen allmählich in der Reihe der Serienschnitte erscheinen und dann wieder verschwinden.

In Fig. 23 ist bei a bereits eine kleine linsenförmige Anlage zu sehen, die im zweiten Schnitt darunter, welcher in Fig. 24 wiedergegeben ist, zu einer grossen mehr zapfenförmig gestalteten Wucherung geworden und bei a in Fig. 25 bereits wieder in der Abnahme begriffen ist.

Bei b in Fig. 23 besteht nur eine geringe Wucherung des Epithels; in Fig. 24 ist sie schon deutlicher und stärker geworden und in Fig. 25 hat sich aus b eine vollkommene linsenförmige Anlage entwickelt.

Bei c in Fig. 23 ist die hügelförmige Epithelanlage nur gering; in Fig. 24 ist sie schon bedeutender geworden und in Fig. 25 ist aus ihr eine deutlich linsenförmige Anlage entstanden, welche dann im nächstfolgenden Schnitt ihre grösste Dimension und Entwicklung zeigt.

Bei d in Fig. 23 ist ausser einer Krümmung im Oberflächenepithel noch nichts Besonderes zu bemerken; in Fig. 24 zeigt sich eine deutliche hügelförmige Erhebung und Wucherung des Epithels, die in Fig. 25 linsenförmig wird und diese Form im nächsten Schnitt noch ausgeprägter zeigt.

a	hat	eine	grösste	Breite	von 120 μ	
	„	„	„	Länge	„ 120 μ	
b	„	„	„	Breite	„ 120 μ	
	„	„	„	Länge	„ 140 μ	
c	„	„	„	Breite	„ 180 μ	
	„	„	„	Länge	„ 160 μ	(mindestens)
d	„	„	„	Breite	„ 120 μ	
	„	„	„	Länge	„ 100 μ	(mindestens)

Unter ihnen ist also c die grösste Anlage. Alle 4 sind gelegen auf einer Hautfläche von etwa 2 mm Breite und 220 μ Länge und sind in 11 auf einander folgenden Serienschnitten à 20 μ enthalten.

7 Schnitte weiter abwärts beginnt eine neue linsen- bis zapfenförmige Epithelanlage von 140 μ Breite und 100 μ Länge (Fig. 26). Sie liegt sehr weit lateral und entspricht in dieser Hinsicht der Lage von a in Fig. 23—25.

2 Schnitte weiter ist ganz lateral eine kleine linsenförmige Epithelanlage von etwa 40 μ Durchmesser gelegen.

Jetzt beginnt auch in der Mitte der Schnitte die Stromazone der normalen Milchdrüsenanlage. Fig. 27 stellt bei schwacher Vergrösserung ungefähr $^2/_3$ des zweiten und dritten Schnittes unterhalb der vorigen Anlage dar. Die Zeichnung ist eine Kombination aus beiden Schnitten, um dadurch die darin enthaltenen 3 Epithelanlagen zur gleichzeitigen, deutlicheren Anschauung zu bringen. Es treten hier fast zu gleicher Zeit zur Seite der beginnenden Warzen- und Stromazone der normalen Drüsenanlage (ar und st der Fig. 27) 3 Epithelanlagen a, b, c der Figur auf, die von der Einsenkung über der Warzenzone und unter sich etwa gleich weit (600—700 μ) entfernt liegen. An Stelle der Einsenkung in diesem Schnitt erscheint in den nächstfolgenden Schnitten die Epithelwucherung der normalen Milchdrüsenanlage selbst. Die Anlagen a und b liegen lateral, die Anlage c medial von der Mammillarlinie; b ist eine 60 μ breite und lange, sich schräg in die embryonale Cutis einsenkende zapfenförmige Epithelwucherung; a ist eine ähnliche schräg sich einsenkende Epithelanlage, nur grösser wie jene, etwa 70—80 μ breit und lang. Beide Anlagen lassen sich dann noch in den nächsten Schnitten als einfache Wucherungen des Epithels weiter verfolgen. Die Anlage c ist linsenförmig und die grösste unter ihnen; sie hat eine Breite von 100—120 μ und eine Länge von 120—140 μ.

Im nächsten Schnitt darunter beginnt die eigentliche Brustdrüsenanlage, die 240 μ breit und lang ist und die Form der in Fig. 3 wiedergegebenen Milchdrüsenanlage hat. In ihrem cranialen Bereich ist noch in verschiedenen Schnitten die in Fig. 27 c gezeichnete linsenförmige Epithelanlage zu sehen; 300—400 μ medial daneben erscheint hier ausserdem noch eine andere kleine linsenförmige Anlage von 80 μ Durchmesser.

Im caudalen Bereich der normalen Milchdrüsenanlage befindet sich ganz lateral gelegen noch eine schräg sich in die Cutis einsenkende Epithelwucherung von 60—70 μ, der in Fig. 27 a gezeichneten Form ähnlich.

9 Schnitte unter dem caudalen Ende der normalen Milchdrüsenanlage und etwa senkrecht unter der Anlage Fig. 27 a gelegen, er-

scheint wieder eine solche schräg in die Cutis dringende Epithelwucherung von etwa 60 μ Durchmesser.

Im 3. Schnitt darunter eine in 5 auf einander folgenden Serienschnitten enthaltene, am medialen Ende derselben gelegene, linsenförmige Epithelanlage von 100 μ Breite und Länge.

Im 3., 4. und 5. Schnitt dieser Anlage erscheint lateral neben ihr und auch noch etwas lateral von der Mammillarlinie, also ungefähr der Anlage b in Fig. 27 entsprechend, eine 60 μ im Durchmesser haltende zapfenförmige, sich schräg einsenkende Wucherung; während jedoch jene Anlagen a und b der Figur 27 und die am caudalen Ende lateral von der Hauptdrüsenanlage gelegene zapfenförmige Anlage sich in ihrer schrägen Richtung konvergent zu der Hauptdrüsenanlage und der Mammillarlinie verhalten, verläuft die Richtung der soeben bezeichneten Anlage divergent zur Mammillarlinie.

12 Schnitte unterhalb, medial von der Mamillarlinie gelegen und der Lage von Anlage c in Fig. 27 entsprechend, befindet sich eine weitere linsenförmige Epithelanlage von 120 μ Breite und 100 μ Länge.

25 Schnitte unterhalb und etwa 300 μ medial von der vorigen Anlage: flach-linsenförmige Anlage von 120 μ Breite, 100 μ Länge.

4 Schnitte darunter und ungefähr in der Mammillarlinie gelegen, beginnt eine 120 μ breite und ebenso lange zapfenförmige Epithelanlage (Fig. 28), die in 6 auf einander folgenden Schnitten zu sehen ist.

In den letzten 180 Schnitten keine weitere Epithelanlage.

Das von der rechten Brustseite (Fig. 29—38) desselben Embryo verwendete Stück war von ziemlich regelmässig rechteckiger Gestalt. Es hatte eine Länge von 5,7 mm und eine durchschnittliche Breite von 3 mm. Die Längsseiten verliefen parallel des Sternum. Stückfärbung in Alaunkarmin. Zerlegung des Hautstückes in eine zusammenhängende Serie von 289 Querschnitten à 20 μ.

Die ersten 20 Schnitte sind fast ganz unbrauchbar wegen vielfacher Epitheldefekte. Dann werden die Schnitte besser und mit dem 24. Schnitt beginnt auch schon ganz lateral gelegen eine ausgesprochen zapfenförmige Epithelanlage von 120 μ Breite und 100 μ Länge (Fig. 29). Eine Areolarzone ist hier nicht ausgebildet.

Kaum hört diese auf, so erscheint im folgenden Schnitt eine neue, 120 μ breite und 80 μ lange, ebenfalls zapfenförmig in die Cutis eindringende Epithelanlage, von jener um etwa 100—150 μ lateral gelegen: (Fig. 30). In dieser Figur, welche den 5. Schnitt unterhalb der Fig. 29 darstellt, sieht man noch in der hügelartigen Erhebung der Oberfläche bei x diejenige Stelle, an welcher in Fig. 29 die vorige Anlage sich befindet.

5 Schnitte darunter Beginn einer 3. ebenfalls zapfenförmigen,

120 μ breiten, 100 μ langen Epithelanlage, von der vorigen um gleichfalls etwa 120—150 μ lateral gelegen. Sie hat mit der vorhergehenden Anlage in der Form die grösste Aehnlichkeit.

Mit dem letzten Schnitt, in dem diese noch zu sehen ist, beginnt in der Mitte der Serienschnitte, etwa $1^1/_2$ mm medial von der vorigen gelegen und bereits mehrere Schnitte vorher durch eine hügelartige Erhebung der Oberfläche angekündigt, eine weitere, bedeutendere zapfenförmige Epithelanlage von 160 μ Breite und ebenso viel μ Länge (Fig. 31). Hier ist eine Areolarzone schon wieder angedeutet Fig. 31 ar.

Ihre Lage entspricht vollkommen der 13 Schnitte unter ihr beginnenden normalen Milchdrüsenanlage; jene Anlage ist also in der Mammillarlinie gelegen und zwar oberhalb von der normalen Milchdrüsenanlage in einer Entfernung von 260 μ = $^1/_4$ mm.

Fig. 32 stellt bei schwächerer Vergrösserung etwa den dritten Theil des 4. Schnittes unterhalb des in Fig. 31 gezeichneten Querschnitts der darin enthaltenen zapfenförmigen Epithelanlage dar.

Bei b der Fig. 32 sieht man noch den Rand der vorigen Epithelanlage als einfache hügelförmige Wucherung des Epithels. In einiger Entfernung unter ihr, in der Tiefe der embryonalen Cutis, ist eine auffallende Anhäufung von schmalen langgestreckten jungen Zellen zu bemerken, die hier schon deutlich sichtbaren Ausläufer der Stromazone der normalen Milchdrüsenanlage (Fig. 32 st.).

Medial (in der Fig. links) neben b, in einer Entfernung von 460 μ, liegt (bei a der Fig. 32) eine linsenförmige Anlage von 140 μ Breite und ebensoviel μ Länge. Dieselbe ist im Ganzen in 7 auf einander folgenden Schnitten zu sehen. Fig. 32 ist der 2. Schnitt von oben, Fig. 33 der 6. Schnitt, liegt also 4 Schnitte unterhalb jenem. Die linsenförmige Epithelanlage der Fig. 32 ist bei a' in Fig. 33 noch vorhanden; die Stromazone der normalen Milchdrüsenanlage st ist durch eine noch bedeutendere Anhäufung von Zellen gekennzeichnet und deutet in der Tiefe der embryonalen Cutis diejenige Stelle an, an welcher einige Schnitte weiter unterhalb die Epithelwucherung der normalen Milchdrüsenanlage anfängt; der Hügel h im Oberflächenepithel entspricht hier der Stelle der Anlage, liegt also ungefähr in der Mammillarlinie; ganz lateral liegt ferner eine linsen- bis zapfenförmige Anlage von etwa 100 μ Breite und 80 μ Länge (Fig. 33 c).

2 Schnitte unter diesem (in Fig. 33) wiedergegebenen Schnitt hört die Anlage c auf, während mitten zwischen c und dem Hügel h eine kleine zapfenförmige Epithelanlage von etwa 50—60 μ im Durchmesser liegt; sie gleicht vollkommen der in Fig. 17 gezeichneten Anlage.

Nun kommt 6 Schnitte unterhalb der vorigen in der Mitte der

Schnitte gelegen, senkrecht unter der Anlage in Fig. 31 und b der Fig. 32 gelegen die normale Milchdrüsenanlage, im Ganzen durch 12 Schnitte zu verfolgen; sie besitzt eine Breite von 240 μ und eine Längenausdehnung von 300 μ und hat hat bereits sekundäre Sprossen getrieben (Fig. 34 und 35). Fig. 34 ist der 5. Querschnitt durch die Hauptdrüsenanlage, Fig. 35 der 13: in beiden Schnitten ist wieder deutlich die Warzen- und die Stromazone zu sehen. Zugleich sind in beiden Schnitten die neben der Hauptdrüsenanlage und ungefähr in gleicher Entfernung (400 μ) von ihr gelegenen linsenförmigen Anlagen zu sehen; die kleinere d der Fig. 34, 60 μ breite und lange liegt lateral neben dem oberen Theil der Hauptdrüsenanlage, die grössere, 160 μ lange und ebenso breite d_1 der Fig. 35 medial neben dem unteren Theil derselben.

6 Schnitte unterhalb des caudalen Endes der Hauptdrüsenanlage, lateral von der Mamillarlinie, der Anlage d der Fig. 34 entsprechend gelegen folgt eine kleine zapfenförmige Epithelanlage von etwa 50 μ Breite und 40 μ Länge; die Richtung, mit der die Anlage in das Cutisgewebe eindringt, ist (ähnlich wie in Fig. 17) eine senkrecht zur Oberfläche gerichtete.

9 Schnitte unterhalb der vorigen Anlage, medial von der Mammillarlinie, der Anlage d_1 in Fig. 35 entsprechend, folgt eine linsenförmige Epithelanlage von etwa 140 μ Länge und Breite (Fig. 36), die auch in der Form die grösste Aehnlichkeit mit jener Anlage hat.

3 Schnitte darunter, nur wenig lateral von der Mammillarlinie, befindet sich eine kleine zapfenförmige Epithelanlage von 40 μ Länge und Breite, schräg, nach der Mamillarlinie hin neigend, (Fig. 37).

6 Schnitte darunter und etwas medial von der Mammillarlinie eine kleine 60 μ breite, 40 μ lange, schräg nach der Mammillarlinie hin neigende, zapfenförmige Anlage, die caudal und cranial noch durch 2—3 Schnitte eine einfache Verdickung des Epithels erkennen lässt (Fig. 38).

In den übrigen 198 Schnitten sind keine Epithelanlagen mehr vorhanden. Dagegen lässt sich noch in den nächsten etwa 50 Schnitten eine Verdickung des Epithels auf der medialen Seite nachweisen, die dann allmählich ganz verschwindet. Während die laterale Seite eine Epidermis mit 2, höchstens 3 Lagen Zellen besitzt, hat die mediale Seite der Schnitte eine solche mit 3—4 Zellenlagen.

Von demselben Embryo habe ich dann noch beiderseits die Regiones hypogastricae zur Anfertigung von Querschnittserien verwendet. Die linke Seite ist unbrauchbar, weil die Schnitte zum grössten Theil ihres Epithels beraubt sind. Doch findet sich auch hier unter den fragmentarischen Epithelresten eine hügelförmige Anlage, die in

2 Schnitten à 30 μ nachweisbar ist und eine Länge und Breite von etwa 50—60 μ besitzt.

Das Stück der rechten Regio hypogastrica (Fig. 39 und 40) war etwas über 3 mm lang und 2—$2^1/_2$ mm breit und wurde, in 164 Querschnitte à 20 μ zerlegt. In der Mitte des Stückes wurde, mehr lateral gelegen, eine etwa 50—60 μ breite und 100 μ lange linsenförmige Epithelanlage gefunden; am untersten Ende desselben, mehr medial gelegen, zwei linsenförmige Anlagen neben einander (Fig. 39); beide Anlagen sind ungefähr 100 μ breit und ebenso lang. In Fig. 39 sind beide Anlagen a und b zu sehen; die Wucherung bei a zeigt eine deutliche, linsenförmige Vertiefung der embryonalen Cutis. das Epithel ist leider links davon etwas defekt, rechts in einer zusammenhängenden Lage abgehoben; die Wucherung bei b zeigt hier kaum eine Vertiefung, dagegen ist eine solche 2 Schnitte weiter abwärts gleichfalls deutlich ausgeprägt (Fig. 40 b).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit Epithelanlagen zu thun haben, welche den auf der Brust der Embryonen gefundenen durchaus analog sind. Ein Vergleich mit den Fig. 1, 2, 4, 7 d, 22, 36 u. a. m. wird das bestätigen.

Präparat 5 (Fig. 41) stammt von einem männlichen Embryo von 43 mm Hinterhauptsteisslänge. Beide Brustseiten wurden geschnitten. Die linke Brustseite ist mir aber leider während ihrer Behandlung in Xylol und Paraffin ausserordentlich stark geschrumpft und dadurch der genaueren mikroskopischen Untersuchung unzugänglich geworden.

Das Stück der rechten Brustseite war durchschnittlich 4 mm breit und etwas über 8 mm lang. Es wurde in eine Querschnittserie von 276 Schnitten à 30 μ Dicke zerlegt.

Die ersten 50 Schnitte sind schräg gegen die Oberfläche getroffen und haben ausserdem vielfach Epitheldefekte. Mit dem 67. Schnitt beginnen, lateral gelegen, 2 nebeneinander befindliche etwa 80 μ breite und lange linsenförmige Epithelanlagen (Fig. 41).

11 Schnitte darunter befindet sich wieder eine kleine Epithelanlage von etwa 40 μ.

Dann beginnt in der Mitte der Schnitte die 200 μ breite und ebenso lange, kolbenförmige Hauptdrüsenanlage.

Cranial und lateral neben ihr eine kleine 40 μ im Durchmesser besitzende linsenförmige Anlage. Medial von ihr, etwa in einer Entfernung von 1 mm, eine weitere hügelförmige Anlage, ähnlich wie die in Fig. 5.

Eine ganz ähnliche folgt dann 15 Schnitte unter dieser, ebenfalls medial von der Mammillarlinie, und in den gleichen Schnitten ganz lateral gelegen eine flach-linsenförmige Anlage von etwa 80 μ Länge und Breite.

21 Schnitte darunter und medial von der Mammillarlinie, ähnlich wie Fig. 1, eine 100 μ breite und lange, linsenförmige Epithelanlage.

Die letzten 140 Schnitte enthalten keine Epithelanlagen mehr. Die ganze Serie ist nicht so gut gelungen, wie sonst die übrigen. Sie leidet vor Allem an einer schlechten Färbung der Kerne, speciell der Epidermis; ferner sind viele Epitheldefekte in der embryonalen Epidermis vorhanden und schliesslich sind viele Schnitte schräg getroffen, alles Uebelstände, welche die mikroskopische Untersuchung erschweren und die Befunde beeinträchtigen.

Präparat 6 (Fig. 42) stammt von einem 54 mm langen männlichen Embryo. Nur die linke Seite des Thorax wurde verwendet; ausserdem hatte das Hautstück nur die geringen Dimensionen von 2 mm Breite und kaum 3 mm Länge. Stückfärbung in Boraxkarmin. 145 Querschnitte à 20 μ.

In den ersten 40 Schnitten keine Epithelanlage. Dann folgt die 260 μ breite und lange normale Brustdrüsenanlage, welche die Kolbenform der Rein'schen Eintheilung bereits überschritten hat und sekundäre Sprossen zeigt (wie in Fig. 3).

76 Schnitte darunter und etwas medial gelegen kommt eine zweite kolbenförmige 120 μ lange und breite Epithelanlage (Fig. 42).

Die Anlage ist bei stärkerer Vergrösserung (etwa 450 fach) gezeichnet, so dass dieselbe auch histologisch genau studirt werden kann. Es handelt sich dabei um eine ziemlich bedeutende epitheliale Wucherung; die tiefste, dem Drüsenfelde aufliegende Zellenschicht ist ein deutliches hohes Cylinderepithel, während die übrigen Zellen eine Anhäufung dichter, sich gegenwärtig abplattender Zellen darstellen, deren Grenzen deutlich wahrzunehmen sind.

Rings im darunter liegenden embryonalen Cutisgewebe ist eine Vermehrung der Bindegewebszellen zu konstatiren, freilich ist sie nicht in die Tiefe zu verfolgen, weil die ganze Dicke des Hautstückes nicht bedeutender war, als die Epithelwucherung selbst. Man kann deshalb hier nicht von einer deutlichen Areolarzone sprechen.

Die letzten 8 Schnitte zeigen keine weiteren Anlagen.

Präparat 7 (Fig. 43—45) stammt von einem Embryo von 60 mm Hinterhauptsteisslänge. Beide Brustseiten wurden verwendet und ausserdem die rechte Inguinalgegend. Das Stück der linken Brustseite war ungefähr rechteckig, die langen Seiten parallel zu dem Sternum gerichtet; es hatte eine Länge von 10 mm und eine durchschnittliche Breite von ungefähr 3,5 mm. Färbung in Alaunkarmin. Serie von 504 Querschnitten à 20 μ Dicke. In den Schnitten ist links = lateral, rechts = medial.

Die ersten 12 Schnitte zeigen vielfach Epitheldefekte. Nach 36 Schnitten, lateral gelegen, eine kleine, 30 μ lange und breite hügelförmige Anlage.

34 Schnitte weiter unten und ungefähr im gleichen Abstand von der Sternallinie wie jene eine etwas grössere hügelförmige Anlage von etwa 80 μ Länge und Breite.

Im 30. bis 38. Schnitt unterhalb der vorigen Anlage, in der Axillarlinie gelegen eine 180 μ breite und lange zapfenförmige Epithelanlage (Fig. 43). Eine Warzenzone ist durch eine wenn auch geringe Anhäufung embryonaler Bindegewebszellen in der Umgebung des Drüsenfeldes angedeutet (ar der Fig.).

Im 10.—14. Schnitt weiter unterhalb eine etwa 100 μ breite und lange linsenförmige Anlage, gleichfalls in der Axillarlinie gelegen. Die Schnitte haben leider gerade an der Stelle der Anlage gelitten durch einen am Rande derselben in die Tiefe gehenden Riss und durch eine dadurch bedingte Verschiebung beider Rissenden gegen einander; in Folge davon ist die genaue Angabe der Konfiguration dieser Anlage nicht möglich.

18 Schnitte darunter nur wenig lateral von der Mammillarlinie gelegen, folgen zwei 280 μ von einander entfernt liegende hügel- und linsenförmige Anlagen (Fig. 44). Beide sind ungefähr 80 μ lang, die hügelförmige Anlage a ist 60 μ breit, die linsenförmige b 100 μ breit. Zwischen beiden ist das Epithel im Vergleich zur Umgebung um eine Zellenlage erhöht; es hat hier eine vierfache Zellenlage, während in einiger Entfernung davon (links in der Figur) dasselbe nur höchstens eine dreifache Zellenlage besitzt.

In den beiden folgenden Schnitten, aber ganz in der Nähe des Sternums gelegen, befindet sich eine kleine etwa 40 μ im Durchmesser zeigende hügelförmige Anlage.

In den nächsten Schnitten, in ihrer Mitte gelegen, tritt, allmählich grösser und bedeutender werdend, die Stromazone der normalen Milchdrüsenanlage auf, bis 25 Schnitte unterhalb der zuletzt genannten Anlage auch die Warzenzone erscheint und sich mit ihr vereinigt; nach 5 Schnitten Beginn der 280 μ breiten, 300 μ langen, kolbenförmig gestalteten, mit wenig sekundären Sprossen ausgestatteten Hauptmilchdrüsenanlage. In 4 bis 5 mitten durch die Hauptanlage gehenden Serienschnitten findet sich noch zu beiden Seiten derselben je eine kleine, linsenförmige Anlage; die eine liegt etwa $^1/_2$ mm lateral von ihr und gleicht der Anlage d in Figur 34, die andere liegt etwa 1 mm medial von ihr und gleicht der Anlage a, in Fig. 33 oder d, in Fig. 35.

In den nächsten 80—90 Schnitten kann man nun bemerken, dass im Anschluss an die normale Milchdrüsenanlage eine etwa $1^1/_2$ mm breite Zone verdickten Epithels zu verfolgen ist, welche in den der Haupt-

drüsenanlage zunächst gelegenen Schnitten sich gleichmässig zu beiden Seiten der Mammillarlinie ausbreitet, dann aber weiter unten mehr und mehr medialwärts sich bewegt. Der Unterschied in der Höhe des Epithels ist an einzelnen Schnitten deutlicher ausgesprochen, als an anderen, und beträgt 4—8—10 μ bei direkter Messung; die absolute Höhe des Epithels misst daselbst lateral 16 μ, auf der medialen Hälfte 20—24—26 μ. Dem entspricht daselbst auch eine Vermehrung der Zelllagen von einer 2—3fachen zu einer 4fachen Zellenlage. Dass das Epithel an jenen Stellen etwa schräg getroffen sei, kann entschieden verneint werden.

In dieser Zone verdickten Epithels findet sich medial von der Mammillarlinie gelegen im 57., 58. und 59. Schnitt unterhalb des unteren Randes der Hauptdrüsenanlage nur noch eine hügelförmige Epithelanlage von 60—70 μ im Durchmesser (Fig. 45).

In den nun folgenden 240 Schnitten findet sich keine Epithelanlage mehr.

Rechte Brustseite desselben Embryo (Figur 46—48). Das verwendete Stück war rechteckig, etwa 8 mm lang und 4—4½ mm breit, die langen Seiten parallel mit dem Sternum verlaufend. Es wurde in eine Serie von 391 Querschnitten à 20 μ zerlegt. In den Schnitten ist rechts = lateral, links = medial.

In den ersten 26 Schnitten keine Anlage. Im 27., 28., 29. Schnitt lateral von der Mammillarlinie, eine kleine hügelförmige Epithelanlage von 60 μ Länge und Breite.

33 Schnitte unterhalb und etwa ebenso weit lateral gelegen wie die vorige, 2 etwa 150 μ von einander entfernt befindliche linsenförmige Epithelanlagen (Fig. 46 a und b). Die Anlage a ist 100 μ breit und lang, b ist 100 μ breit und 120 μ lang.

In den folgenden 3 Schnitten und medial von der Mamillarlinie eine hügel- bis linsenförmige, kleine Anlage von 60 μ Durchmesser.

Im letzten Schnitt, welcher durch die vorige Anlage hindurchgeht, beginnt zugleich eine 140—160 μ breite und 140 μ lange Epithelanlage von Linsenform (Fig. 47). Dieselbe liegt wieder ganz lateral, ungefähr senkrecht unter den in Fig. 46 gezeichneten Anlagen. Die in Fig. 47 wiedergegebene Anlage ist in ihrem Zusammenhang gestört; ein Theil der epithelialen Wucherung hat sich von seinem Lager abgehoben und rechts davon fehlt überhaupt jegliches Epithel. Trotzdem ist die Epithelwucherung als solche deutlich zu erkennen.

10 Schnitte weiter unterhalb und senkrecht unter der vorigen Anlage eine ziemlich bedeutende etwa 180 μ breite und 140 μ lange linsenförmige Anlage (Fig. 48). Eine geringe Anhäufung embryonaler Bindegewebszellen ist im Boden des Drüsenfeldes bereits vorhanden.

9 Schnitte darunter und etwas medial von der Mammillarlinie Be-

ginn einer 60—80 μ breiten und langen, linsenförmigen Epithelanlage (ähnlich wie in Fig. 22).

Weitere 9 Schnitte abwärts, bereits im Bereiche der jetzt sich zeigenden Stromazone der normalen Brustdrüsenanlage und in der Mammillarlinie gelegen, eine der vorigen ähnliche, 80 μ breite und lange, linsenförmige Epithelanlage.

Desgleichen eine solche in den hierauf folgenden 3 Schnitten, etwa 1 mm lateral von der Mammillarlinie gelegen, von etwa 60 μ Breite, 80 μ Länge.

In denselben Schnitten liegt ganz medial, von der vorigen etwa in 3 mm seitlicher Entfernung, eine etwa 50—60 μ breite und lange hügelförmige Anlage.

21 Schnitte weiter unterhalb Beginn der 250 μ breiten, 280 μ langen, mit nur gering ausgebildeten sekundären Sprossen versehenen, kolbenförmigen, normalen Brustdrüsenanlage. Dieselbe gleicht durchaus der in Fig. 3 wiedergegebenen Hauptdrüsenanlage.

In den letzten 5 Schnitten, welche durch den caudalen Theil der normalen Brustdrüsenanlage gehen, befindet sich noch eine linsenförmige, 80—100 μ breite und lange Anlage, welche etwa $1^1/_2$ mm medial von der Mammillarlinie gelegen ist und ebenfalls den Anlagen in Fig. 22 gleicht. Nach 60 weiteren Schnitten erscheint, fast ganz am medialen Ende der Schnitte gelegen, noch eine 60—80 μ breite und lange hügelförmige Anlage (ähnlich wie Fig. 5). Die übrigen 161 Schnitte enthalten keine Epithelanlagen mehr.

Von demselben Embryo habe ich auch die rechte Inguinalgegend in eine Querschnittsserie von 193 Schnitten à 30 μ Dicke zerlegt. Das verwendete Stück war ungefähr 6 mm lang und durchschnittlich $3^1/_2$—4 mm breit; seine mediale Seite lag in der Linea alba. In der ganzen Serie sind nur 2 hügelförmige Anlagen von 50—60 μ Breite und Länge nachweisbar. Die eine (Fig. 49) liegt $3^1/_2$ mm lateral von der Mittellinie, Linea alba, im 136. und 137. Schnitt; die andere, ganz der vorigen ähnliche, findet sich etwa 2 mm lateral von der Linea alba im 171. und 172. Schnitt. Beide liegen also ganz in der Nähe des Lig. Ponpartii.

Bei grösseren Embryonen habe ich keine Epithelwucherungen mehr gefunden, welche auch nur im Entferntesten an die Ausdehnung und Grösse der oben bezeichneten und zum grossen Theil auch gezeichneten Epithelanlagen heranreichten.

Auf der ganzen linken Brustseite eines Embryo von 65 mm Hinterhauptsteisslänge fanden sich in 371 Schnitten à 30 μ nur 2 kleine hügelförmige Anlagen von 50—60 μ Durchmesser. Im Uebrigen zeigte sich das Epithel fast vollkommen glatt über die embryonale Cutis hinweg laufend; nur ganz geringe Epithelwucherungen in den tiefen Lagen der Epidermis waren verhältnissmässig häufig (in einzelnen Schnitten

3 solche beginnende Wucherungen) zu sehen, offenbar Anfänge von Haar- und Schweissdrüsenanlagen. Dieselben waren nicht bloss in der Gegend der Achselhöhle vorhanden (hier zwar in der grössten Anzahl), sondern auch z. B. in der Gegend des Proc. xiphoides, aus der ich ein Stück von 5 mm Länge und 7mm Breite in 171 Serienquerschnitte à 30 μ zerlegte.

Bei einem Embryo von 64 mm ist gleichfalls, wenigstens in naher Umgebung der normalen Brustdrüsenanlage, keine weitere Epithelwucherung zu sehen. Vielmehr ist die Epidermis vollkommen glatt. Dagegen ist in beiden Fällen die Anlage der normalen Brustdrüse in der Weise fortgeschritten, dass die sekundären Sprossen der vorher kolbenförmigen Anlage reichlicher und bedeutender sind, als in den vorherbeschriebenen Fällen (Fig. 3 und Figg. 34 u. 35). Ferner stehen die mittleren Zellen der normalen Brustdrüsenanlage bereits lockerer und färben sich zum Theil schlechter als die wandständigen Zellen.

Bei einem Embryo von 150 mm Hinterhauptsteisslänge sind die sekundären Sprossen der normalen Milchdrüsenanlage noch bedeutender und selbstständig in die Tiefe der Cutis gewuchert. In einer Umgebung von 2—7 mm findet sich keine Spur einer Epithelanlage von der Grösse und Dimension der oben beschriebenen. Dagegen sind die soliden und schmalen, schlauch- und zapfenförmigen Epithelwucherungen der Schweissdrüsen- und Haarbalg-Anlagen in schöner, deutlicher Weise vorhanden. Dieselben haben an ihrer Mündungsstelle in der Epidermis einen Durchmesser von 30—50 μ und die Epidermis selbst geht in kaum veränderter Form und Dicke, fast gleichmässig über diese Epidermisanlagen hinweg; jedenfalls ist dabei von einer irgendwie erheblichen und auffallenden Wucherung der Epidermis nirgends die Rede.

Bei noch grösseren Embryonen habe ich gleichfalls keine Epithelwucherungen und Anlagen mehr gesehen, welche als Abkömmlinge der oben beschriebenen Anlagen hätten angesehen werden können. Die sekundären Sprossen der normalen Milchdrüsenanlage haben sich z. B. bei einem Embryo von 229 mm Hinterhauptsteisslänge (ganze Länge = 362 mm) zu langen schlauchförmigen, theils noch soliden, theils mit Lumen versehenen Milchgängen herausgebildet; die Schweissdrüsen, welche an ihrer Mündung an der Oberfläche der Epidermis einen Durchmesser von etwa 40—60 μ besitzen, sind in die tiefen Schichten der embryonalen Cutis hineingewachsen und bilden daselbst richtige Knäuel und die Haaranlagen haben bereits alle Bestandtheile des späteren Haares; ihre Durchmesser an der Oberfläche der Epidermis betragen etwa das Doppelte der Schweissdrüsenmündungen = 80—120 μ.

Es erübrigt noch, ein Präparat (Fig. 50—59) zu beschreiben, welches ich erst in der letzten Zeit durch die Güte des Herrn Prof. Dr. Schwalbe erhielt und dessen Befunde ich bei meiner ersten Mit-

theilung[1]) über diesen Gegenstand noch nicht verwerthen konnte. Mir standen eigentlich zwei gleich grosse Embryonen von 15 mm Hinterhauptsteisslänge zur Verfügung, allein nur der eine war für unsere speciellen Zwecke zu verwerthen, weil es sich bei der mikroskopischen Betrachtung herausstellte, dass bei dem anderen Embryo die Epidermis fast vollkommen abmacerirt war. Fig. 50 stellt den für unsere Zwecke brauchbaren Embryo in 7facher Vergrösseruug dar. Auf seiner dem Beschauer zugekehrten linken Körperseite, spec. auf seiner linken Brustseite, fällt eine kleine hügelförmige Erhebung auf, die unter dem unteren Rande des linken Armstummels erscheint und dessen Längsachse mit der des Körpers parallel verläuft. Sie glich einem Milchhügel, wie sie O. Schultze bei Schweine- und anderen Thierembryonen im Anfangsstadium der Milchdrüsenentwicklung beschrieb. Man konnte vermuthen, dass dieser Hügel h in Fig. 50 ebenfalls etwas mit der Anlage der Milchdrüse zu thun hätte. Wenigstens sprach die Stelle der Brust dafür. Von einer menschlichen Milchleiste konnte dabei aber schon deswegen keine Rede sein, weil die ganze Erhebung nur ganz kurz war. Die mikroskopische Betrachtung der Querschnittsserie hat nun erwiesen, dass das ganze Gebilde mehr ein Kunst-, ein Schrumpfungsprodukt ist, als durch anatomische und histologische Verhältnisse bedingt. Zwar liegt in jener Erhöhung die zapfenförmige normale Brustdrüsenanlage, aber nichts weist darauf hin, dass etwa die Wucherung des Epithels, der darunter liegenden embryonalen Cutis oder des subkutanen Gewebes zu einer Erhebung der Drüsenanlage, zu dem oben erwähnten Hügel geführt hätte. Wir müssen deshalb annehmen, dass eigenthümliche Schrumpfungsvorgänge beim Konserviren diese Erhebung der Oberfläche der Haut veranlasst haben.

Der Embryo wurde nun dekapitirt, in toto mit Alaunkarmin gefärbt, in Alkohol entwässert, in Paraffin eingebettet und ganz in eine Querschnittsserie von 138 Schnitten à 25 μ und 178 Schnitten à 30 μ Dicke zerlegt.

Um kurz die mikroskopischen Befunde und Resultate anzugeben, zu welchen ich bei der Durchmusterung dieser Serie von Querschnitten gelangt bin, so war auch hier ebenso wenig wie in den späteren Stadien menschlicher Embryonen, die ich untersuchte, von einer lineären Wucherung des Epithels an der Seite der Brust und des Bauches etwas zu bemerken. Dagegen ist folgende Thatsache bemerkenswerth. Schon in den ersten Schnitten, welche die Schulter und die Achselhöhle treffen, an der Grenze zwischen Rücken und Schulter und ebenso in der Achselhöhle selbst findet man in einer gewissen Breite von vielleicht 1—$1^1/_2$ mm. erhöhtes Oberflächenepithel von einer 2—3fachen Lage von Zellen, während sowohl dorsal- wie ventralwärts eine ein-

[1]) Anatom. Anzeiger B. XI, Nr. 23 u. 24. 1896.

fache Zellenlage die Epidermis bildet. Diese Zone erhöhten Epithels läuft um den ganzen Schultergürtel herum, rückt dann weiter abwärts zugleich mehr ventral, läuft gewissermaassen über die normale Brustdrüsenanlage hinweg, welche sie beiderseits um ein Gewisses überflügelt, hält sich caudalwärts zur Seite des Thorax und des Bauches. trifft unten genau auch die Stelle, wo die untere Extremität entspringt, und umkreist den Beckengürtel in gleicher Weise, wie oben den Schultergürtel. In den Figg. 51—56 sind bei schwacher Vergrösserung die Stellen erhöhten Epithels bei a und d markirt. Fig. 51 giebt die Partie der Achselhöhle, der Schulter und den Abgang der oberen Extremität (O. E.) wieder. Bei a (in der Achselhöhle) und d (auf der Höhe der Schulter) ist das Epithel auffallend erhöht, während es zu beiden Seiten, besonders dorsal- und ventralwärts, allmählich zu einem einschichtigen Plattenepithel abfällt; das Epithel der Extremitäten ist in diesem Stadium, wie schon bekannt, normaler Weise höher als das des Stammes. Fig. 52 stellt einen Schnitt etwas weiter unterhalb dar: Die Schulterhöhe senkt sich schon bei d allmählich zur Achselhöhle nieder; hier wie bei a erhöhtes Epithel. Fig. 53: Die obere Extremität (O. E.) steht nicht mehr in direkter Verbindung mit dem Stamm; der untere Teil derselben wird noch eben gestreift und liegt der seitlichen Thoraxwand gegenüber; bei a finden wir die Zone des erhöhten Epithels wieder: sie zieht über eine Einsenkung und einen Buckel der seitlichen Thoraxwand (offenbar ist dies die oben beschriebene, makroskopisch sichtbare Erhebung h in Fig 50.) hinweg. Nur wenige Schnitte unterhalb beginnt auf diesem Buckel die Warzenzone der normalen Brustdrüsenanlage (Fig. 54 ar). Darüber zieht die Zone höheren Epithels (a) hinweg. In den nächsten Schnitten folgt dann die 220 μ breite und (auffallender Weise) 465 μ lange zapfenförmige normale Brustdrüsenanlage. In Fig. 55 ist die etwas schmälere 160 μ breite und 500 μ lange Brustdrüsenanlage der anderen (rechten) Seite gezeichnet, wo im Uebrigen dieselben histologischen Verhältnisse herrschen. Die Vergrösserung ist eine schwache; bei mittlerer Vergrösserung bietet sie fast vollkommen das Bild der Figg. 6, 10, 11 und 31, und bei starker das der Fig. 42 dar. Fig. 56 stellt wieder eine Stelle unterhalb der linken Brustdrüsenanlage dar, wo wiederum die Partie höheren Epithels bei a zu finden ist. Diese Zone trifft dann unten genau auf die Stelle, aus welcher die untere Extremität herausspriesst, und hier wiederholt sich am Beckengürtel, was oben beim Schultergürtel gesagt ist, nämlich erhöhtes Epithel gerade an der Grenze von Stamm und Extremität sowohl dorsal, wie ventral.

Um den Unterschied zwischen der Zone erhöhten Epithels und dem ventral und dorsal davon gelegenen Epithel deutlich zur Anschauung zu bringen, habe ich die Fig. 57—59 beigefügt, welche bei stärkerer Vergrösserung (etwa 450fach) Theile des Epithels aus den genannten drei

Gegenden wiedergeben; und zwar sind sie dem Horizontalschnitt der Fig. 56 entnommen. Fig. 57 zeigt das Epithel aus jener beschriebenen Zone erhöhten Epithels (a der Fig. 56), Fig. 58 das ventral davon, Fig. 59 das dorsal davon gelegene Epithel. Während bei e der Fig. 57 eine dreifache Lage von Epithelzellen vorhanden ist, besitzt das Epithel e in den beiden anderen Fig. 58 und 59 nur eine einfache, hie und da auch einmal eine doppelte Zellenlage. Auf eine weitere histologische Beschreibung kann ich verzichten, weil die drei Zeichnungen die Verhältnisse, auf welche es hier ankommt, besser und schneller illustriren, als Worte es thun können.

Die geschilderten Verhältnisse beziehen sich auf die linke Seite; auf der rechten Seite finden wir im Wesentlichen die gleichen.

Rekapituliren wir jetzt im Zusammenhang unsere Befunde, so ergiebt sich Folgendes: Bei einem Embryo von 15 mm Kopfsteisslänge lässt sich eine Zone erhöhten Epithels verfolgen, welche auf der Schulterhöhe, an der Grenze zwischen Nacken und Extremitätenstummel in einer Breite von 1—1½ mm beginnt, vorne und hinten um die Schulter bis zur Achselhöhle herumläuft, von dort sich mehr ventralwärts wendet zur seitlichen Thoraxwand und über die Stelle der normalen Milchdrüsenanlage, die hier erst als zapfenförmige Epithelialwucherung angelegt ist, hinweg an der Seite des embryonalen Körpers hinabzieht bis zur Wurzel des unteren Extremitätenstummels, welche sie in der gleichen Weise umkreist, wie oben den Schultergürtel.

Bei grösseren Embryonen von ungefähr 28—60 mm Kopfsteisslänge findet man besonders auf der Brust, in der Achselhöhle und in der Nähe der normalen Brustdrüsenanlage, ferner aber auch in der Inguinalgegend epitheliale Wucherungen, wechselnd an Zahl und wechselnd an Grösse und Ausdehnung der einzelnen Anlagen. In meiner ersten Mittheilung stellte ich die Behauptung auf, die Anzahl der einzelnen Anlagen sei proportional der Jugend des Embryo und nehme mit der Zunahme des Alters ab. Ich musste schon damals eine Ausnahme von der Regel gelten lassen. Jetzt glaube ich, dass die Anzahl der vorhandenen Epithelialwucherungen nicht direkt von dem absoluten Alter und der absoluten Grösse des Embryo abhängt, sondern 1) von der Entwicklungsstufe der normalen Milchdrüsenanlage und 2) von dem Gesetz der Variabilität der Art. Das Gemeinsame bei allen meinen Embryonen von 28—60 mm Länge ist in Bezug auf die Entwicklung der normalen Milchdrüsenanlage der Umstand, dass letztere bei dem 60 mm langen Embryo nicht weiter fortgeschritten ist wie bei dem von 28 mm Länge. Das erreichte Stadium ist das der beginnenden Bildung sekundärer Sprossen im Anschluss an das Kolbenstadium der primären Epithelialanlage. Neben der zapfenförmigen Epithelialanlage der normalen Milchdrüse bei dem Embryo von 15 mm Länge habe ich auf dem ganzen übrigen Integument

(soweit dasselbe in den mikroskopischen Schnitten erhalten war) keine einzige isolirte Epithelialanlage mehr weiter gefunden. Bei den grösseren Embryonen von 64 mm und mehr fand ich entweder ebenfalls überhaupt keine oder nur hügelförmige Epithelialanlagen neben der normalen Milchdrüsenanlage, welche hier schon eine weiter fortgeschrittene Bildung sekundärer Sprossen an dem Drüsenfeld der normalen Milchdrüsenanlage zeigt, oder nur geringe Andeutungen kleiner von der Milchdrüsenanlage unabhängiger Epithelialwucherungen, die jedoch an Form und Grösse mit jenen von mir geschilderten und durch Zeichnungen illustrirten Epithelialanlagen nichts Gemeinsames haben. Bei noch grösseren Embryonen (150—229 mm) sind die sekundären Sprossen der normalen Milchdrüsenanlage noch grösser und deutlich schlauchförmig; daneben sind nur die deutlich als Schweissdrüsen- und Haaranlagen zu erkennenden und anzusprechenden zapfen- und schlauchförmigen epithelialen Wucherungen vorhanden. Grössere epitheliale Wucherungen, welche als Abkömmlinge der oben beschriebenen Anlagen angesehen werden könnten, habe ich in der Umgebung der normalen Milchdrüsenanlage nirgends mehr gesehen.

Die Epithelanlagen nun, von denen hier die Rede ist und welche sich bei Embryonen von 28—60 mm Kopfsteisslänge vorfinden, erscheinen also zu der Zeit, wo die normale Brustdrüsenanlage die Zapfenform auf ihrem Entwicklungswege überholt hat und in das 4. und 5. Stadium ihrer Entwicklung getreten ist, in das Stadium der Kolbenform und das der sekundären Sprossen (G. Rein). Sobald die sekundären Sprossen der normalen Brustdrüsenanlage auftreten, wuchern auch jene Epithelanlagen hervor, bezw. sie sind dann in Bezug auf ihre Anzahl und Grösse auf der Höhe ihrer Entwicklung. Und da offenbar dieses Stadium der sekundären Sprossen der normalen Milchdrüsenanlage bei dem einen Embryo etwas früher, bei dem anderen etwas später erreicht wird, so kann man auch bei einem etwa 28 mm oder 35 mm langen Embryo vielleicht ebenso grosse und viele Anlagen im Integument finden, wie bei einem etwa 60 mm langen. Dass aber andererseits bei zwei verschiedenen Embryonen derselben Grösse und der gleichen Entwicklungsstufe der normalen Milchdrüsenanlage trotzdem verschieden viele Epithelanlagen vorliegender Art vorkommen können, beruht auf individuellen Schwankungen, ein Gesetz, welches, schon längst anerkannt, in der jüngsten Zeit nach den verschiedensten Richtungen studirt und beleuchtet ist.

Was sind nun diese Epithelanlagen? Zu welcher Kategorie integumentaler Gebilde gehören sie?

Man kann alle die genannten und geschilderten Anlagen nur als überzählige Milchdrüsenanlagen auffassen. Dass sie zunächst in einem engen Zusammenhang mit den Milchdrüsenanlagen, bezw. mit der normalen Milchdrüsenanlage stehen, geht schon zur Evidenz daraus hervor,

dass diese Epithelanlagen nur in einer bestimmten Zeit, während einer bestimmten Periode der Entwicklung der normalen Milchdrüsenanlage erscheinen. Wie oben betont, sind nach meinen Präparaten die Zapfenform einer- und der Beginn sekundärer vom Boden der primären normalen Milchdrüsenanlage ausgehender Sprossen andererseits diejenigen Grenzen, innerhalb welcher diese Epithelialbildungen zur Entwicklung gelangen. Sie stellen mit der normalen Brustdrüsenanlage auf Brust, Bauch und in der Inguinalgegend die einzigen Gebilde, die einzigen Vegetationen des Hautepithels dar. Später verschwinden sie wieder und gehen zu Grunde mit Ausnahme einzelner Exemplare, welche beim Neugeborenen und erwachsenen Menschen eben die überzähligen Milchdrüsen darstellen. Ferner sind sie vorzugsweise an bestimmte Lokalitäten gewiesen, gebunden. Es sind dies die Achselhöhle, die Gegend der normalen Brustdrüse, und zwar ober-, unterhalb und zu beiden Seiten derselben, und schliesslich die Inguinalgegend. Das sind auch die drei Richtpunkte jener Zone erhöhten Epithels, welche ich oben bei dem Embryo von 15 mm beschrieben habe. Und dieselben Gegenden sind vorzugsweise auch diejenigen Orte, wo nach den übereinstimmenden Beobachtungen Aller die supernumerären Milchdrüsen oder Warzen am häufigsten angetroffen werden. Einige sehr seltene Fälle von überzähligen Brustdrüsen sind noch an anderen Stellen beschrieben worden. In einem Falle, von Klob beschrieben, sass eine solche gerade über der stärksten Wölbung des linken Delta-Muskels. Hartung beschreibt in seiner Inauguraldissertation eine Milchdrüse an der linken grossen Schamlefze einer 30jährigen Frau. Ausserdem sind noch 5 Fälle von Rückenmilchdrüsen in der Literatur erwähnt (Bartholin, Bonetus und 3 weitere in der Hartung'schen Dissertation S. 20 angeführte). Bei allen diesen Rückenmilchdrüsen vermisst man die genauere Angabe des Ortes, wo die Drüse auf dem Rücken gesessen. Nur Bonet beschreibt seinen Fall etwas genauer, indem er erzählt, die Frau habe ihre Brüste unter den Achseln hervorgezogen und so dem Kinde gereicht. Darnach muss man am einfachsten annehmen, dass dieselben direkt hinter den Achseln über dem lateralen Rande der Schulterblätter sassen, nicht etwa irgendwo beliebig auf dem Rücken. Schliesslich sind noch 3 Fälle an der Aussenfläche des Oberschenkels beschrieben, darunter jener von Robert in Froriep's Notizen, wo die Brust 4 Zoll unterhalb des linken Trochanter major sass. Alle diese zuletzt erwähnten selteneren Fälle haben das Gemeinsame, dass die Brüste ihren Sitz in der Nähe der Grenze zwischen Stamm und Abgang der Extremitäten haben. Und das sind auch jene Stellen, wo ich bei dem Embryo von 15 mm Länge erhöhtes Epithel gefunden habe genau in derselben Weise, wie in der an der lateralen Körperseite hinabverlaufenden Zone. Ich nehme keinen Anstand, beide Erscheinungen mit einander

in Verbindung zu bringen, so zwar, dass die supernumerären Brüste auf der Schulter, hinter der Achselhöhle, auf der grossen Schamlefze und unter dem Trochanter major aus jener Zone erhöhten Epithels ihren Ursprung nehmen; ebenso wie ich behaupte, dass die embryonalen Epithelanlagen auf Brust und in der Inguinalgegend von der Zone erhöhten Epithels zur Seite des embryonalen Körpers abstammen.

Diese Auffassung wird weiter gestützt durch den Vergleich der Milchlinie bei den Schweineembryonen mit der Zone erhöhten Epithels bei dem menschlichen Embryo. Dort haben wir eine lineäre Epithelwucherung, die Milchlinie nach O. Schultze, aus welcher zunächst die Milchhügel und dann die Milchdrüsen entstehen. Hier haben wir zwar keine lineäre Epithelwucherung, keine eigentliche Milchlinie, aber ein durchaus homologes Gebilde in Gestalt einer Zone erhöhten Epithels von einer gewissen Breite, in welcher dann später die Epithelanlagen erscheinen. Will man jener Zone einen kurzen, einheitlichen Namen geben, so kann man sie wohl nach dem Vorschlage des Herrn Prof. Dr. Schwalbe am passendsten mit „Milchstreifen" bezeichnen. Wenn demnach auch dieses jüngste Stadium der Milchdrüsenentwicklung, das bisher beim Menschen beschrieben, keine Milchlinie hat erkennen lassen, so deutet doch der Befund der Zone höheren Epithels darauf hin, dass dies bereits ein älteres Stadium sei und dass bei noch jüngeren menschlichen Embryonen gleichfalls eine wahre Milchlinie thatsächlich angelegt wird, aus der erst durch weiteren Fortschritt im Wachsthum und in der Entwicklung jene breitere Zone erhöhten Epithels, jener Milchstreifen, entsteht. Daher denn auch die hyperthelialen Anlagen im Epithel des menschlichen Embryo wohl zum Theil, wie meist bei den Mammalien, unter einander, d. h. in einer Linie liegen, zum Theil aber auch vielfach ganz bedeutend nach beiden Seiten hin abweichen. Ich habe das bei der Beschreibung der einzelnen Präparate oben jedesmal hervorgehoben. Dasselbe gilt auch von der Hyperthelie und Hypermastie bei Erwachsenen: auch hier liegen die überzähligen Brustdrüsen nicht in einer Linie, welche durch die normale Brustwarze hindurch geht, sondern weichen theils lateral, theils medial ab. Das kann man aber sagen, dass alle in einer Zone von einer gewissen Breite gelegen sind, die von der Achselhöhe, bezw. Schulter ausgeht und über die normale Brustdrüse hinweg an der Seite des Thorax und Abdomen zur Inguinalgegend verläuft (cf. u. A. Fall Neugebauer).

Bei den mikroskopischen Präparaten haben wir aber Hyperthelie nicht bloss unter einander angeordnet gefunden, sondern auch mehrfache Epithelanlagen, welche neben einander in derselben Horizontalen liegen. Ich verweise in dieser Beziehung auf die Fig. 7, 11, 12, 22, 24, 25, 32, 35 etc. In allen diesen Schnitten sind mindestens 2 Epithelanlagen neben einander vorhanden; die grösste Anzahl solcher Epithelanlagen neben einander betrug 4 in Fig. 25. Dieselbe

Erscheinung hat man auch bei Erwachsenen beobachtet. C. Hennig erwähnt im Arch. f. Anthropol. Bd. XIX S. 186 verschiedene diesbezügliche Fälle: Shannon fand auf der rechten Brust 2 Warzen mit besonderen Höfen neben einander; Vrolik desgleichen links; Hennig selbst sah „an einer Amme nach aussen von der rechten Warze eine kleinere Nebenwarze, welche flotter milchte als die primäre". Hannaeus fand einmal an der rechten Mamma 2, an der linken derselben Person sogar 5 Warzen. Mitten zwischen den beiden normalen Milchdrüsen, also wohl in der Mittellinie des Körpers, beobachteten je 1 supernumeräre Percy und Bartholin. Mediane supernumeräre Brustwarzen beschreibt ferner Bartels. Eine solche m e d i a n e Stellung der überzähligen Drüse lässt sich nur dadurch erklären, dass man annimmt, die Zone erhöhten Epithels ist im weiteren Wachsthum immer mehr in medialer Richtung fortgewachsen, bis sie thatsächlich die Mittellinie erreichte, sich vielleicht auch mit der der anderen Seite in der Mittellinie des Körpers vereinigte.

Ich bemerke übrigens ausdrücklich, dass ich nur den ersten von M. Bartels als median gestellte supernumeräre Brustwarze beschriebenen Fall aus dem Jahre 1889 als solchen nach der Beschreibung anerkennen kann. Hier erwähnt Bartels ausdrücklich alle Charakteristica einer Warze von einer Milchdrüse: warzenförmige Erhebung, Areola und am R a n d e derselben Emporspriessen von 8 ziemlich langen Haaren. Das ist die richtige Konfiguration einer Brustwarze mit Umgebung. Ganz anders steht es mit dem zweiten Fall[1]): hier beschreibt Bartels, dass die in der Herzgrube eines 29jährigen Mannes median gelegene überzählige Brustwarze ein längeres und ein kurzes Haar trage, und fügt ausserdem noch hinzu: „Auch diese Haare sind recht charakteristisch für derartige überzählige Brustwarzen."

Nach meinen Untersuchungen und Erfahrungen ist das ganz unrichtig. Gerade das Gegentheil ist der Fall: die eigentliche Papille und die Areola sind beim Menschen ganz haarlos. Haare und Haarbalgdrüsen haben mit der Entwicklung der normalen, wie der hyperthelialen Brustdrüsen garnichts zu thun. Ihre Anlagen entstehen zu sehr verschiedenen Zeiten des embryonalen Lebens und sind überhaupt, wie oben gezeigt, vollständig von einander verschiedene Bildungen. Hat also die im Jahre 1894 von Bartels beschriebene, median gelegene Brustwarze H a a r e gehabt, so ist sie eben keine Brustwarze gewesen, sondern wahrscheinlich ein Naevus.

Ausser der Lokalität, an welcher die Epithelanlagen gefunden werden, spricht ferner auch der histologische Bau und die Grösse der einzelnen Anlagen für die Annahme, dass wir es hier mit richtigen Milchdrüsenanlagen zu thun haben. Die meisten der beschriebenen

[1]) l. c. S. 201/3.

und gezeichneten Anlagen können hier gemeinsam betrachtet werden. Wir finden hier je nach der Grösse der einzelnen Epithelwucherung alles das wieder, was wir über die Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen aus den Arbeiten von Kölliker, Langer, Huss, Gegenbaur, Klaatsch und besonders durch die Arbeiten von G. Rein wissen. Letzterer hat seine entwicklungsgeschichtlichen Studien besonders an Kaninchenembryonen gemacht und unterscheidet in der Entwicklung der Milchdrüsenanlage in den ersten Anfängen 4 Stadien, nämlich das hügelförmige, das linsenförmige, das zapfenförmige und das kolbenförmige Stadium. Alle diese Stadien finden wie in unseren Präparaten, zum Theil bei demselben Embryo wieder.

Das hügelförmige Stadium ist nach Rein charakterisirt durch eine einfache, lokale, hügelförmige Proliferation von Zellen der Malpighi'schen Epithelschicht. Die Wucherung ist eine solide und gleichmässige, wodurch die darunter befindliche Cutis in keiner Weise alterirt wird. Seine Fig. 1, 2, 3, 4 illustriren seine Befunde. Ich verweise auf meine Fig. 9, 25 d, 32 b, 44 a, 45 und 49. Beim Vergleiche wird sofort die ausserordentliche Aehnlichkeit, wenn nicht Kongruenz der Bilder in die Augen springen, sowohl in Bezug auf die Anordnung der Epithelzellen, als auf die Grösse der ganzen Anlage.

Das nächstfolgende Stadium ist das linsenförmige: Die ganze Anlage ist grösser geworden, hat sich nach oben abgeflacht und ist zu gleicher Zeit in das darunterliegende Gewebe der Cutis hineingewuchert. Dadurch entsteht in demselben eine napfförmige Vertiefung, welche auch bestehen bleibt, wenn zufällig die Epithelwucherung herausgefallen ist; vergl. die Fig. 5, 6, 7, 8 der Rein'schen Arbeit. Im Boden der napfförmigen Vertiefung beginnt auch schon eine Anhäufung kleiner embryonaler Bindegewebszellen, welche Rein als den Anfang der Warzenzone bezeichnet, einer Zellenwucherung, welche mit dem späteren Aufbau des Warzengewebes im Zusammenhang steht.

Alle diese charakteristischen Merkmale, welche Rein bisher nur an den Kaninchenembryonen gesehen hat, finden wir an den von mir beschriebenen Gebilden des menschlichen Integumentes. Indem ich u. A. auf meine Fig. 1, 2, 4, 6, 11, 18, 24, 25, 39, 40, 35 d, 36 u. s. f. verweise, müsste ich nur wiederholen, was Rein über dieses Stadium gesagt: Die Anlagen sind grösser, wie die hügelförmigen, bilden in der Cutis napfförmige Vertiefungen, die besonders deutlich bei jenen Exemplaren zu sehen sind, bei welchen die Epithelanlage herausgefallen ist; vergl. Fig. 23, 24, auch 47. Selbst die beginnende Anhäufung von Bindegewebszellen im Boden dieser Vertiefung fehlt wenigstens bei den grösseren Anlagen nicht. In Fig. 6, 11 d, 18, 24 und 25 a, 48 sind solche Zellenanhäufungen der erwänten Art vorhanden, welche dann im nächstfolgenden Stadium bedeutender und deutlicher werden.

Dieses dritte Stadium, das zapfenförmige, ist dadurch charakteristisch, dass die Epithelanlage noch grösser wird und sich tiefer in die Cutis einsenkt, derart, dass die unterste Schicht der epithelialen Wucherung, der Boden der Anlage, unter das Niveau der umgebenden Haut zu liegen kommt. Im Uebrigen ist die Art der Wucherung dieselbe. Ein bis zwei Schichten der peripheren Zellen sind, wie die tiefsten Zellen der Malpighi'schen Schicht, cylindriform, während die centralen Zellen sich gegenseitig abgeplattet haben. Hie und da sieht man eine leichte Einsenkung in der Oberfläche der ganzen Anlage. Die schon früher angedeutete Erscheinung einer Anhäufung von Zellen im Boden der Drüsenanlage ist jetzt konstant vorhanden: es ist die sogenannte Warzenzone, das Areolargewebe nach Klaatsch.

Meine Figuren 10, 11, 31, 43, 55, auch 28, 29 und 30 stimmen mit dem geschilderten Stadium vollkommen überein. Die letzten drei Anlagen sind gegenüber den ersteren etwas kleiner, doch gehen die Dimensionen der kleineren von 80—120 μ allmählich in die der grösseren von 120—180 μ über bis zu der zapfenförmigen normalen Milchdrüsenanlage (Fig. 55) des Embryo von 15 μ Länge, welche zwar nur eine Breite von 160 μ hat, aber eine Längenausdehnung von 500 μ. Auf diesen Umstand, diese bedeutende Differenz der Breiten- und Längenausdehnung der genannten Milchdrüsenanlage möchte ich mit kurzen Worten noch eingehen. Thatsächlich wird der Unterschied zwischen beiden Dimensionen nicht so bedeutend gewesen sein. Der Embryo war nämlich in ziemlich weiches Paraffin eingebettet worden, damit er sich trotz seiner für diese Einbettungsart bedeutende Grösse besser in Serien schneiden liesse. Wegen der Weichheit des Paraffins nun schoben sich die einzelnen Schnitte der Serie zusammen und wurden dadurch in dieser Gegend etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ mal kleiner, als sie ursprünglich am Stück waren. Damit mussten aber auch die darin enthaltenen Gebilde im Einzelnen kleiner werden, z. B. die Querschnitte durch die normale Brustdrüsenanlage. Dagegen wurde natürlich die Dicke der einzelnen Schnitte und damit die Längenausdehnung der Drüse in keiner Weise alterirt. Es erscheint mir deshalb nothwendig zu dem durch direkte Messung gefundenen Werth von 160 μ Breite etwa 100—120 μ hinzuzufügen, um die ursprüngliche und wahre Breitenausdehnung der Milchdrüsenanlage zu erhalten: die Breite würde demnach eher 260—280 μ, als 160 μ sein. Immerhin bleibt eine viel (etwa um die Hälfte) grössere Längenausdehnung gegenüber der Breite bestehen (500: 260), ein Verhältniss, auf welches G. Rein ebenfalls (l. c. S. 436 u. 438) bei seinen linsen- und zapfenförmigen Drüsenanlagen der Kaninchenembryonen ausdrücklich hinweist und das auch ich bei vielen anderen meiner linsen- und zapfenförmigen Anlagen gefunden habe. Es lässt sich dieser Um-

stand sehr wohl im Sinne einer daraus abzuleitenden Milchlinie verwerten.

Ich müsste mich wiederholen, wenn ich in einen weiteren Vergleich zwischen den von Rein geschilderten zapfenförmigen Drüsenanlagen beim Kaninchen und meinen Epithelanlagen treten wollte. Nur das will ich noch einmal besonders hervorheben, dass die Warzenzone in den Drüsenanlagen der Figuren 10, 11, 31, 43, 55, weniger in den kleineren der Figuren 28, 29 und 30, deutlich und schön ausgeprägt ist; am besten sieht man sie in Fig. 55, der normalen Milchdrüsenanlage des 15 mm langen Embryo.

Das vierte Stadium, die Kolbenform, ist unter den hyperthelialen Gebilden nur in einem Falle erreicht (Fig. 42). Die Hauptsache ist, dass die Anlage noch weiter wächst und eine richtige Kolbenform mit einer halsförmigen Verengerung des oberflächlichen Theiles annimmt. Dieser Hals wird beim menschlichen Embryo nie so gross, wie bei Thieren, z. B. dem Kaninchen, sondern bleibt ganz kurz und nur eben angedeutet. Die Differenzirung von peripheren hohen Gliederzellen und centralen abgeplatteten Epithelzellen ist noch immer deutlich. Das von Gegenbaur, Huss und Rein erwähnte centrale Grübchen auf der Oberfläche der Drüsenanlage ist in dem vorliegenden Exemplar (Fig. 42) ebenfalls angedeutet. Die Warzenzone ist gleichfalls vorhanden, nur nicht gerade deutlich in die Augen springend, weil die tieferen Schichten der embryonalen Cutis in den Schnitten überhaupt fehlen.

Damit wäre die Besprechung der meisten und sagen wir zugleich der grösseren von mir gefundenen Epithelanlagen erschöpft und ihre Deutung als Milchdrüsenanlagen wohl mit Sicherheit nachgewiesen. Es bleibt mir nur noch übrig, den kleineren und kleinsten unter ihnen, welche nur einen Durchmesser von 30—50—60 μ haben, eine besondere Besprechung zu widmen. Bei der Betrachtung und dem Studium der z. B. in den Figuren 8, 12 d, 14 d und d_1, 20, 27 a b und c, 34 d, 37 und 38 u. a. abgebildeten epithelialen Wucherungen könnte man im Zweifel sein, zu welchen Gebilden der Haut des erwachsenen Menschen man dieselben hinzuzählen soll. Sie sind jedenfalls kleiner und unbedeutender, als die anderen epithelialen Wucherungen, welche sich in ihrer Nähe befinden und die ich oben des Näheren geschildert habe, senken sich meistens schräg in die darunterliegende embryonale Cutis ein, ohne dabei in ihrer Richtung ein erkennbares Gesetz inne zu halten (zum grössten Theil konvergirt freilich ihre Richtung nach der Mammillarlinie hin); sie liegen so ziemlich alle in der nächsten Umgebung der normalen Brustdrüsenanlage, wechseln aber auch in der gleichen Entfernung mit grösseren Epithelanlagen ab, und schliesslich haben sie trotz ihrer Kleinheit fast alle eine mehr oder weniger ausgebildete Zapfenform, so dass ich in meiner ersten

Mittheilung geneigt war, ihnen eine besondere Bedeutung und Rolle zuzuweisen. Ich glaubte an unselbstänstädige Formen oder an Primäranlagen von Talgdrüsen oder Montgomery'sche Drüsen.

Ich bin aber der Ueberzeugung, dass diese kleinen Epithelanlagen nichts anderes sind, als kleinere, verkümmerte Milchdrüsenanlagen, und zwar aus folgenden Gründen. Wie oben erwähnt habe ich bei Embryonen von 64—65 mm Hinterhaupt-Steiss-Länge in der Nähe und Umgebung der normalen Milchdrüsenanlage überhaupt keine Epithelanlagen oder höchstens ein paar hügelförmige Anlagen gefunden, jedenfalls keine solche, welche auch nur als Abkömmlinge dieser in Rede stehenden kleineren Epithelanlagen jüngerer Embryonen betrachtet werden könnten. Man muss also annehmen, dass auch diese Anlagen, ebenso wie die grösseren, später dem Schicksal des Unterganges anheimfallen: es können demnach keine Haar- oder Schweissdrüsenanlagen sein. Bei noch grösseren Embryonen von 150—229 mm ist neben der normalen Milchdrüsenanlage eine Areola vorhanden, welche vollkommen frei von epithelialen Anlagen (Schweissdrüsen- oder Haaranlagen) ist; an der Peripherie dieser koncentrisch um die Milchdrüse gelegenen Areola beginnen dann die Schweissdrüsen und Haaranlagen, welche sich in nichts von den an anderen Stellen des Körpers befindlichen Haaranlagen und Schweissdrüsen unterscheiden. Auch bei Neugeborenen habe ich in der Nähe der normalen Brustdrüse keine epithelialen Anlagen gefunden, welche als besondere Drüsengattung von den gewöhnlichen Haarbalg- und Schweissdrüsen unterschieden werden könnte. Bei erwachsenen Personen erkennt man in den für gewöhnlich als Montgomery'sche bezeichneten, in der Areola der Mamma gelegenen Drüsen mikroskopisch nur besonders stark gewachsene und ausgebildete Talgdrüsen, welche sich stets in der Gemeinschaft und in der Begleitung eines Haares befinden. Als Nebenmilchdrüsen lassen dieselben sich deshalb nicht auffassen: sie sind überhaupt nichts Besonderes, sondern verdanken ihre Grösse nur der Nähe der Brustdrüse, an deren Wachsthum auch sie während der Pubertätszeit, der Gravidität und Lactationsperiode Theil nehmen.

Ich finde mich mit dieser Anschauung in Uebereinstimmung mit C. Heitzmann, J. von Gerlach u. A., während Andere, wie z. B. Gegenbaur, A. A. Böhm und von Davidoff und A. die sog. Montgomery'schen Drüsen als accessorische oder modificirte Milchdrüsen erklären. Diese letzteren Autoren leiten freilich auch die Milchdrüsen von Talgdrüsen ab und betrachten sie als alveoläre Drüsen, eine Anschauung, welche meiner Ueberzeugung nach in gründlicher Weise 1893 von C. Benda sowohl histologisch, wie physiologisch widerlegt worden ist. C. Benda beweist überzeugend, dass die Milchdrüse zum Typus der tubulösen Drüsen gehört. Ich kann mich dieser Anschauung auf Grund meiner mikroskopischen Untersuchungen von Milch-

drüsen des erwachsenen Menschen, der Kuh, des Schafes, sowie der entwicklungsgeschichtlichen Studien bei menschlichen und Schweineembryonen nur anschliessen.

Die Montgomery'schen Drüsen sind also meiner Ueberzeugung gemäss nichts weiter, als stark vergrösserte Talgdrüsen. Demgemäss können sie ebensowenig von jenen kleinen epithelialen Anlagen abstammen, wie die Haarbalgdrüsen überhaupt, und deshalb halte ich auch die kleinen Epithelanlagen von 30—60 μ Durchmesser in Fig. 8, 12d, 14d, 20, 21, 27 a, b und c u. s. f. ebenfalls für Milchdrüsenanlagen, die eben nur etwas kleiner geblieben und gegenüber den gewöhnlichen Formen mehr oder weniger atypisch gewachsen sind.

Haben wir es nun bei allen unseren oben beschriebenen Epithelanlagen mit wirklichen Milchdrüsenanlagen zu thun, so haben wir damit auch zum ersten Male beim Menschen Gelegenheit gehabt, die Entwicklung der Milchdrüse von ihrer frühesten Form, dem einfachen Hügel epithelialer Zellen, zum linsenförmigen, dem zapfenförmigen, dem kolbenförmigen Stadium zu verfolgen bis zu den bekannteren Entwicklungsstufen, dem Erscheinen der wirklichen Drüsensprossen und -gänge.

Denn der „linsenförmige Körper" von Langer kann schon deshalb nicht mit den von uns beschriebenen linsenförmigen Epithelialanlagen, ja noch nicht einmal mit der linsen- bis zapfenförmigen Gestalt der oben an einem 15 mm langen menschlichen Embryo beschriebenen normalen Milchdrüsenanlage identisch sein, weil es sich bei Langer um bedeutend grössere Embryonen und Objekte handelt. Der kleinste Embryo, der ihm zur Verfügung stand, war $7^1/_2$ cm, der nächstfolgende 10 cm lang. Es wäre auch bei den damals üblichen, im Vergleich zu den jetzt gebräuchlichen als grob anzusehenden Untersuchungsmethoden (Untersuchung am frischen Präparat, Härtung durch Kochen des Objektes, Behandlung des Präparates mit Essigsäure u. Aehnl.) wohl ganz unmöglich gewesen, die kleinen Gebilde, welche weder makroskopisch noch durch gewöhnliche Lupenvergrösserung nachzuweisen mir gelungen sind, durch das Mikroskop zur Anschauung zu bringen. Die feineren histologischen Veränderungen bei der ersten Anlage der Milchdrüse sind ihm jedenfalls vollständig entgangen.

Auch die Angabe von Huss muss ich bezweifeln, wonach Huss bei einem menschlichen Embryo von 4 cm = 40 mm Hinterhaupt-Steisslänge eine epitheliale Bildung an der Stelle der normalen Milchdrüsenanlage gefunden haben will, welche dem Hügelstadium entsprechen würde (cf. seine Tafel XII, Fig. 1). Dazu habe ich deswegen allen Grund, weil ich bei einem 15 mm langen menschlichen Embryo bereits beiderseits eine linsen- bis zapfenförmige Epithel-

anlage, bei 28—60 mm langen Embryonen sogar kolbenförmige und noch weiter vorgeschrittene Milchdrüsenanlagen ganz regelmässig gefunden habe. Die Angabe von Huss und die Richtigkeit seiner Beobachtung verdient auch deswegen keinen vollen Glauben, weil Huss bei der Schilderung des makroskopischen Bildes der genannten Milchdrüsenanlage angiebt, dass „in der Mitte einer 1 mm breiten, durch Glätte ausgezeichneten Stelle sich ein Wärzchen von ungefähr 0,5 mm Breite und mit einer centralen Einsenkung versehen erhebt, welche wie ein feiner Nadelstich sich ausnimmt", Man könnte erwarten, dass diese makroskopisch sichtbare Einsenkung um so deutlicher in dem mikroskopischen Bilde erschienen wäre. Statt dessen sehen wir in Fig. 1 der Taf. XII einen ausgesprochenen Hügel. Es kann sich deshalb hier höchstens um einen Randschnitt handeln. Bei einem 10 cm langen Embryo findet Huss eine kolbenförmige Anlage der Milchdrüse, während nach meinen Objekten die Drüsenanlage schon bereits richtige Drüsensprossen von dem Boden der primären Epithelanlage aus entwickelt hat.

Auch mit seinen Grössenangaben steht Huss mit sich selbst im Widerspruch. Er kann makroskopisch bei seinem 40 mm langen menschlichen Embryo die warzenförmige Erhebung in der Mitte der durch Glätte ausgezeichneten Stelle (Areola) erkennen: sie ist 0,5 mm breit. Den durch dieses Wärzchen gelegten senkrechten Durchschnitt betrachtet er, wie er S. 202 angiebt, bei 275facher Vergrösserung und zeichnet das Bild. Die Breite des Bildes müsste, wenn seine Angaben richtig wären, 275 . 0,5 mm = 137,5 mm = 13,75 cm betragen. Seine Fig. 1 auf Taf. XII zeigt aber nur eine hügelförmige Erhebung des Epithels von etwa 3,5 cm. Breite.

Dasselbe gilt von seiner Fig. 2 auf Taf. XII, die gleichfalls in 275facher Vergrösserung gezeichnet sein soll. Bei dem 10 cm langen Embryo, von dem der vorliegende Durchschnitt durch die kolbenförmige Anlage der Milchdrüse gewonnen worden ist, war die Stelle der Drüsenanlage 1,5 mm, die Erhebung selbst 0,5 mm breit. Bei 275facher Vergrösserung hätte das mikroskopische Bild der Erhebung allein 13,75 cm Breite besitzen müssen. Statt dessen findet sich in seiner Fig. 2 nur eine Epithelerhebung von etwa 5—5,5 cm Breite.

Im Gegensatz zu Huss habe ich hügelförmige Anlagen makroskopisch überhaupt nicht sehen können, und, mikroskopisch betrachtet, sind die gefundenen hügelförmigen Anlagen nur 40—80 μ breit.

Die oben genannten Behauptungen von Max Huss beruhen offenbar auf fehlerhaften Beobachtungen und sind unrichtig; sie können deshalb für den modernen Standpunkt in der Frage nach der ersten Anlage der menschlichen Brustdrüse nicht mehr als maassgebend anerkannt werden.

Aehnliche Resultate wie ich hat auch G. Rein l. c. beim Menschen gefunden. Bei einem etwa 26—32 mm langen Embryo fand er bereits ein kolbenförmiges Stadium der Milchdrüsenanlage; vgl. seine Fig. 23 auf Taf. XXIX. Bei einem Mädchen von etwa 11 cm sah er die sekundäre Sprossenbildung der 5. Entwicklungsperiode, cf. seine Fig. 24 auf Taf. XXIX.

Die Kolbenform war andererseits auch das jüngste Stadium, welches Rein nach seiner eigenen Angabe (l. c. p. 456) bei der menschlichen Brustdrüse sah und zwar bei einem Embryo von etwa 28 mm Länge.

Um zum Schluss nochmals die Resultate meiner Untersuchungen kurz zusammenzufassen, so sind es folgende: Man findet bei Embryonen von etwa 15 mm Länge an der Seite des Thorax und des Abdomen, sowie am Schulter- und Beckengürtel und zwar an der Grenze zwischen Körperstamm und Anfang der Extremitäten eine kontinuirlich im Zusammenhang mit einander stehende Zone erhöhten Epithels von etwa 1—1½ mm Breite. Wir bezeichnen sie kurz mit Milchstreifen. Innerhalb dieses Milchstreifens befindet sich an normaler Stelle die Hauptmilchdrüsenanlage und zwar im vorliegenden Falle in der Linsen- bis Zapfenform. Im Bereiche desselben Milchstreifens erscheinen bei grösseren Embryonen von 26—60 mm Länge Epithelanlagen in wechselnder Grösse und wechselnder Anzahl, welche als die frühesten Stadien überzähliger Milchdrüsenanlagen aufgefasst werden müssen. Ich habe diese hyperthelialen Milchdrüsenanlagen thatsächlich in der Gegend der Achselhöhle, der vorderen und seitlichen Thoraxwand und in der Inguinalgegend gefunden und oben beschrieben, da wo auch beim erwachsenen Menschen am häufigsten Hyperthelie und Hypermastie beobachtet wird. Es lässt sich mit Bestimmtheit vermuthen, dass es auch an den anderen Stellen jener Zone erhöhten Epithels vorübergehend zu hyperthelialen Anlagen kommt. Diese normale Hyperthelie bei menschlichen Embryonen verschwindet dann wieder im weiteren Verlauf und Wachsthum des Embryo; für gewöhnlich ist beim Neugeborenen und Erwachsenen auf jeder Seite nur eine Monothelie zu konstatiren.

Ein Vergleich der von O. Schultze bei Schweine- und anderen Embryonen gefundenen Milchleiste, welche die erste Anlage für die Milchdrüsen bei jenen Säugethieren darstellt, mit der von mir beim Menschen an dem analogen Orte gefundenen Milchstreifen macht die schon früher von O. Schultze und Bonnet ausgesprochene Vermuthung, dass nämlich auch beim Menschen die erste Milchdrüsenanlage in einer lineären Erhebung des Epithels, einer zur Seite des Körpers hin verlaufenden Milchlinie be-

stehe, nur noch wahrscheinlicher, um so mehr, wenn man dazu des Weiteren berücksichtigt, dass die meisten hyperthelialen Anlagen eine grössere Längen- wie Breitenausdehnung besitzen.

Am Ende dieser Arbeit gebietet mir die Pflicht der Dankbarkeit, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Schwalbe für die Ueberlassung des Materials und für das rege Interesse, welches er meiner Arbeit stets geschenkt hat, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Citirte Literatur.

Bartels, M., Zeitschrift f. Ethnologie, 1889. S. 442 der Verhandlungen etc.

— Zeitschrift f. Ethnologie, 1894, S. 201—203, der Verhandlungen etc.

Benda, C., Das Verhältniss der Milchdrüsen zu den Hautdrüsen. Dermatolog. Zeitschr., Bd. I, 1893, S. 94 ff.

Bartholin, in Boneti Medicinae septentrionalis collatitiae, pars II lib. IV. p. 155—156. Genf 1686.

— Epistolae Med. Cent. IV. p. 452.

Böhm, A. A., und v. Davidoff, Lehrb. der Histologie des Menschen etc. Wiesb. 1895. S. 322.

Bonnet, R., Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. II. Bd. 1892. Die Mammarorg. im Lichte der Ontogenie u. Phylogenie.

Bonetus, Med. septentr. collatit. pars II, p. 155, observ. III.

Froriep's Notizen. 1827. Bd. XVIII, S. 167.

Gegenbaur, C., Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere. Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Naturw., Bd. VII.

— Zur Kenntniss der Mammarorg. der Monotremen. Leipzig 1886.

— Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Gerlach, J. von, Handbuch der spec. Anatomie. 1891. München Oldenburg. S. 467.

Hartung, Ueber einen Fall von Mamma accessor. Inaug.-Dissert. Erlangen 1875.

Heitzmann, C., Mikroskop. Morphologie des Thierkörpers. 1883. S. 596.

Hennig, C., Ueber menschl. Polymastie etc. in Arch. f. Anthropologie Bd. XIX. 1890.

Huss, Max, Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Milchdr. beim Mensch. u. bei Wiederk. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII. 1873.

Klaatsch, H., Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX.

Klob, Pathol. Anat. der weibl. Sexualorg. Wien 1864. S. 484.

Kölliker, A., Mittheilungen der naturf. Gesellsch. i. Zürich, Bd. II. 1850. Nr. 41.

— Mikrosk. Anatomie, Bd. II. 1854.

— Entwicklungsgesch. des Menschen. 1879.

— Th., Beitr. zur Kenntn. der Brustdr. Würzb. Verhandl. N.F. Bd. XIV. 1880.

Langer, C., Denkschr. der kaiserl. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, Bd. III. 1852. S. 25 ff.

Leichtenstern, Ueber das Vorkommen u. d. Bedeutung supernumerärer Brüste u. Brustw. Virch. Arch., Bd. 73.

Mortillet u. Gorré, bei C. Hennig, cf. o.

Muraltus, in Boneti Med. sept. collat. pars II, p. 570.

Neugebauer, F. L., Centralbl. f. Gynaecol. 1886. Nr. 45.

Percy, Dictionnaire des scienc. méd. Vol. 18, p. 151.

Rein, G., Unters. über. d. embryon. Entwicklungsgesch. der Milchdr. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XX. 1882.

Rudolphi, Abhandl. d. königl. Akadem. der Wissensch. zu Berlin. 1831. S. 337.

Schmidt, H., Ueber norm. Hyperth. menschl. Embryonen. Anat. Anzeiger XI. B. 1896.

Schultze, O., Milchdrüsenentw. u. Polymastie. Sitzungsber. d. Würzb. Physik.-med. Gesellsch. 1892.

— Ueber d. erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII. 1892.

— Beitrag zur Entwicklungsgesch. der Milchdr. Verhandl. d. Phys.-med. Gesellsch. z. Würzburg. N.F. Bd. XXVI. 1893.

Wiedersheim, R., Bau des Mensch. als Zeugn. f. s. Vergangenheit. 2. Aufl. 1893.

Erklärung der Figuren auf Tafel IV u. V.

Figg. 1—5 stammen von Embryo 1, männl. Embryo von 28 mm Hinterh.-Steiss-Länge. Vergrösserung mit Leitz Oc. 1, Obj. 4 = etwa 144fach. lks. = craniales, r. = caudales Ende der Schnitte.

Fig. 1. Linsenförm. Epithelanlage. Distanz a b = 140 μ.
Fig. 2. ebenso.
Fig. 3. H. = Hauptmilchdrüsenanlage. d = kleine linsenförmige Epithelwucherung. ar = Warzen- oder Areolarzone. st = Drüsenstroma.
Fig. 4. a und b = zwei linsenförmige Epithelwucherungen.
Fig. 5. Hügelförmige Epithelanlage.

Figg. 6—10 stammen von Embryo 2, linke Brust; Embryo von 29 mm Kopf-Steiss-Länge. Vergr. Leitz Oc. 1, Obj. 4. lks. = lateral, rechts = medial.

Fig. 6. Linsenförmige Anlage. a b = 120 μ.
Fig. 7. d = linsenförmige Anlage. Ar = Areolar(Warzen-)zone. st = Stromazone.
Fig. 8. Kleine zapfenf. Anlage.
Fig. 9. Kleine hügelf. Anlage.
Fig. 10. Zapfenförmige Anlage mit Areolarzone (ar).

Figg. 11—14 stammen von Embryo 2, rechte Brust. Vergr. Leitz Oc. 1, Obj. 4. lks = medial, rechts = lateral.

Fig. 11. d = zapfenförmige Epithelanlage; d_1 = linsenförmige Anlage.
Fig. 12. Normale Milchdrüsenanlage mit Warzen- (ar) und Stroma- (st) zone. d = kleine linsenförmige Anlage.
Fig. 13. Kurze zapfenförmige Anlage.
Fig. 14. d = zapfenförmige, d_1 = kleine linsenförmige Anlage.

Figg. 15—18 stammen von Embryo 3, linke Brustseite; Embryo von 34 mm Hinterh.-Steiss-Länge. Figg. 15 u. 16. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 2. Figg. 17 u. 18. Oc. 1, Obj. 4. r = medial; lks. = lateral.

Fig. 15. Linsenförmige Epithelanlage.

Fig. 16. Linsenförmige Epithelanlage, 5 Serienschnitte unterhalb 15. x = die Stelle, wo 5 Schnitte oberhalb die Anlage von Fig. 15 liegt.

Fig. 17. Kleine zapfenförmige Anlage von 50 μ Durchm.

Fig. 18. Linsenförmige Anlage von 160 μ Breite und 120 μ Länge.

Figg. 19—21 stammen von Embryo 3, rechte Brustseite. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 4. lks = medial, r = lateral.

Fig. 19. Linsenförmige Anlage von 160 μ Durchm.

Fig. 20. Kleine zapfenförmige Epithelanlage.

Fig. 21. Zapfenförmige schräg sich einsenkende Anlage.

Figg. 22—28 stammen von Embryo 4, linke Brustseite. Embryo von 35 mm Hinterhaupt-Steiss-Länge. Figg. 22 u. 28. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 4. Figg. 23—27: Leitz, Oc. 1, Obj. 2. lks in der Figur = lateral, r = medial.

Fig. 22. Zwei nebeneinander gelegene linsenförmige Epithelanlagen, ganz lateral. Entf. von einander = 320 μ.

Fig. 23—25. Drei Serienschnitte unter einander, zwischen Fig. 23 und Fig. 24 fehlt nur ein Schnitt von 20 μ. a b c d = 4 Epithelanlagen nebeneinander; c liegt ungefähr in der Mamillarlinie.

Fig. 26. Mehr zapfenförmige Epithelanlage, unter a der Figg. 23—25 gelegen.

Fig. 27. ar = Warzenzone, st = Drüsenstromazone der einige Schnitte darunter beginnenden Hauptmilchdrüsenanlage, a b c = drei Epithelanlagen, a b lateral, c medial von der Mamillarlinie.

Fig. 28. Zapfenförmige Epithelanlage, ungefähr in der Mamillarlinie gelegen.

Figg. 29—38 stammen von Präparat 4, rechte Brustseite. lks in den Schnitten = medial, r = lateral. Vergr. in Fig. 31 u. 37 mit Leitz, Oc. 1, Obj. 4, in den übrigen Figuren Oc. 1, Obj. 2.

Fig. 29. Zapfenförmige Anlage, lateral gelegen.

Fig. 30. Zwei zapfenförmige Anlagen, lateral von jener und 5 Schnitte darunter gelegen. x = die Stelle, wo in den vorhergehenden Schnitten die Anlage von Fig. 29 sich befand.

Fig. 31. Zapfenförmige Anlage, in der Mamillarlinie gelegen; ar = Warzenzone.

Fig. 32. b = Randpartie aus der Anlage von Fig. 31; a = linsenförmige Anlage, 460 μ medial von b. gelegen; st = beginnende Stromazone der etwa $^1/_4$ mm weiter unten gelegenen normalen Milchdrüsenanlage.

Fig. 33. Vier Schnitte unterhalb des vorigen Schnittes. a_1 = dieselbe linsenförmige Anlage wie a in Fig. 32; h = Stelle der Ma-

millarlinie; st = Stromazone der normalen Milchdrüsenanlage; c = zapfenförmige Anlage.

Fig. 34. Fünfter Querschnitt durch die normale Milchdrüsenanlage. ar = Warzenzone; st = Stromazone; d = linsenförmige Anlage, 400 μ lateral von jener.

Fig. 35. 13. Querschnitt durch die normale Milchdrüsenanlage. ar = Warzenzone; st = Stromazone; d_1 = 400 μ medial gelegenen linsenförmigen Anlage.

Fig. 36. Linsenförmige Anlage unter d_1 der Fig. 35 gelegen.

Fig. 37. Kleine zapfenförmige Anlage senkrecht unter d der Fig. 34 gelegen.

Fig. 38. Kleine zapfenförmige Anlage, schräg sich in die Cutis einsenkend, nur wenig medial von der Mamillarlinie gelegen.

Figg. 39 u. 40 stammen von der rechten Reg. hypogastr. des Präparats 4. lks = medial, r = lateral. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 4.

Fig. 39. a und b = zwei linsenförmige Anlagen.

Fig. 40. b = linsenförmige Anlage, ein weiterer Querschnitt von b der Fig. 39.

Fig. 41 stammt von Präparat 5. Embryo von 43 mm Hinterh.-Steiss-Länge. Rechte Brustseite. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 4. lks = medial, r = lateral. Zwei nebeneinander liegende linsenförmige Anlagen, cranial und lateral von der Hauptdrüsenanlage.

Fig. 42. Präparat 6, Embryo von 54 mm Hinterh.-Steiss-Länge. Linke Brustseite. Kolbenförmige Epithelanlage, kaudal von der normalen Milchdrüsenanlage. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 7 (etwa 450fach).

Figg. 43—49 stammen von Präparat 7. Embryo von 60 mm Hinterh.-Steiss-Länge.

Fig. 43. Zapfenförmige Anlage auf der linken Brustseite, oberhalb der normalen Brustdrüsenanlage. ar = Warzenzone.

Fig. 44. a hügelförmige, b linsenförmige Anlage der linken Brustseite, oberhalb der normalen Brustdrüsenanlage.

Fig. 45. Unterhalb der normalen Brustdrüsenanlage hügelförmige Anlage.

Figg. 46—48: Rechte Brustseite, alle Anlagen oberhalb der normalen Brustdrüsenanlage.

Fig. 46. Zwei lateral gelegene linsenförmige Anlagen.

Fig. 47. Linsenförmige Anlage, unterhalb Fig. 46, rechts in der Fig. Epitheldefekt.

Fig. 48. 180 μ breite, 140 μ lange linsenförmige Anlage. Warzenzone im Boden des Drüsenfeldes d beginnend.

Fig. 49. Hügelförmige Anlage aus der rechten Inguinalgegend.

Fig. 50. Menschlicher Embryo 8. Kopf-Steiss-Länge = 15 mm; in 7facher Vergrösserung gezeichnet. h = Hügel, auf welchem die normale Milchdrüsenanlage liegt.

Fig. 51—56 stammen von dem 15 mm langen Embryo der Fig. 50. Schwache Vergrösserung: Leitz, Oc. 1, Obj. 2.

Fig. 51. Horizontalschnitt durch die Schulterhöhe. O E = linke obere Extremität; a = erhöhtes Epithel in der Achselhöhle; d = erhöhtes Epithel auf der Schulterhöhe. Bei b und b, fehlt das Epithel ganz.

Fig. 52. Horizontalschnitt etwas unterhalb des vorigen. Bei d (hinter der Schulter) und a (in der Achselhöhle) erhöhtes Epithel; daneben wieder Epitheldefekte. O E = obere Extremität, die in der Figur links abgeht. Nach rechts hin schliesst sich der Stamm an.

Fig. 53. Horizontalschnitt etwas unterhalb des vorigen. Der untere Rand der oberen Extremität (O E) ist noch eben in einem kleinen Stück getroffen. Gegenüber bei a wieder die Zone erhöhten Epithels.

Fig. 54. Wenige Schnitte unterhalb des vorigen Schnittes. Bei a = Zone erhöhten Epithels; ar = Warzenzone der normalen Brustdrüsenanlage.

Fig. 55. Querschnitt durch die Mitte der rechten normalen Milchdrüsenanlage. Linsen- bis Zapfenform.

Fig. 56. Horizontalschnitt etwas unterhalb der normalen Milchdrüsenanlage. Bei a = Zone des erhöhten Epithels zur Seite des Abdomen.

Figg. 57—59. Bruchstücke des Epithels aus dem Horizontalschnitt der Fig. 56 bei starker Vergrösserung. Leitz, Oc. 1, Obj. 7 (etwa 450fach); e = Epithel.

Fig. 57. Bruchstück aus der Zone erhöhten Epithels (a der Fig. 56).

Fig. 58. Bruchstück des Epithels ventral von Fig. 57 (in der Nähe der vorderen Medianlinie).

Fig. 59. Bruchstück des Epithels dorsal von Fig. 57 (in der Nähe der Wirbelsäule).

Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältniss zum Spannungsgesetz.

Mitgetheilt von Prosector Dr. **M. Heidenhain** nach Untersuchungen in Gemeinschaft mit Herrn Dr. **Theodor Cohn**.

II. Assistenten an der anatom. Anstalt zu Würzburg.

Mit 4 Figuren im Texte.

Zur Zeit untersuche ich mit Herrn Dr. Theodor Cohn zusammen junge Vogelembryonen an der Hand der Eisenhämatoxylinfärbung. Wir theilen uns hierbei in die Arbeit in der Art, dass Herr Dr. Th. Cohn sein Augenmerk vorzüglich auf das Verhalten der „Schlussleisten" der Epithelien richtet, während ich auf der anderen Seite bei der Untersuchung die cellulären Centren im Besonderen bevorzuge; indessen unterstützen wir uns derart gegenseitig, dass unsere Arbeit im Ganzen eine gemeinsame ist. Soweit im Folgenden von neuen sachlichen Angaben die Rede sein wird, sind wir beide betheiligt; soweit theoretische Betrachtungen geboten werden, spreche ich nur in meinem Namen.

Dieser Aufsatz soll speciell dazu dienen, einige Befunde, welche an den Mikrocentren erhoben werden konnten, kurz bekannt zu geben, und ich entschliesse mich zu dieser vorläufigen Mittheilung besonders aus dem Grunde, weil die neuen Daten gleicher Zeit bedeutsame Illustrationen zu dem von mir vertheidigten Spannungsgesetz der Zellsubstanz[1]) vorstellen. Diese neuen Uebereinstimmungen zwischen Theorie und Thatsachen möchten wohl für jeden Gegner meiner theoretischen Arbeiten für die Zukunft eine Warnung des

[1]) Vergl. meine beiden Schriften: Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43 und Cytomech. Studien. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. I.

Inhalts ergeben, dass ein vorschnelles Urtheilen hier nicht am Platze ist. Denn ganz und gar nicht handelt es sich bei meiner cellular-mechanischen Theorie, wie manche Autoren irrthümlicher Weise meinen, lediglich um histologische Fragen, in dem Sinne etwa, dass durch Negirung meiner bisherigen die Protoplasmastruktur betreffenden Darlegungen die ganze Theorie hinfällig würde. Vielmehr sind in meinen Arbeiten gewiss viele sachliche Angaben ganz allgemeiner Art über die Wechselbeziehungen zwischen Mikrocentrum, Kern und Zellsubstanz enthalten, welche eine theoretische Zusammenfassung im Sinne des Spannungsgesetzes auch ohne Unterlage einer speciellen Protoplasmatheorie gestatten würden. In diesem Sinne hatte, — auf meine Veranlassung — auch schon Dehler [1]) sich dahin geäussert, dass in einer kontraktilen Zellsubstanz jederzeit die von dem Spannungsgesetz geforderte typische Form der inneren Spannung vorhanden sein könne, gleichviel welches die sichtbare histologische Struktur der Zellsubstanz im Einzelfalle sei. An den mir vorliegenden Präparaten der Ente und des Huhns ist nun ohnehin von Plasmastruktur so gut wie nichts zu sehen, da wir nur die einfache Eisenhämatoxylinfärbung, ohne Vor- oder Nachfärbung, in Anwendung gezogen haben, und so wird es vor allem meine Aufgabe sein von Neuem zu zeigen, wie ungemein wichtig in mechanischer Beziehung und besonders unter dem Gesichtspunkte des Spannungsgesetzes allein schon die einfachen Verhältnisse der Lage, Orientirung, Grösse und Gestalt von Mikrocentrum, Kern und Zellsubstanz sind.

Wir finden die Mikrocentren bei Embryonen etwa bis zum vierten Tage, — ältere Stadien haben wir bisher noch wenig untersucht —, grundsätzlich in allen Abkömmlingen aller 3 Keimblätter; einzig von dieser Behauptung ausnehmen müssen wir vorerst noch die jungen Muskelzellen, die wir einer speciellen Untersuchung noch nicht unterzogen haben. Auch hier würden wir die Centren jedenfalls später noch finden, wenn wir Protoplasmanachfärbungen der Eisenhämatoxylinpräparate mit heranziehen; denn man ist unter Umständen, bei schwierigeren Objekten gezwungen den Ort der Centralkörpergruppe gleicher Zeit durch die Färbungsverhältnisse der Zellsubstanz zu markiren, um sie überhaupt erst einmal zu finden. Im Speciellen führe ich folgende Zellenformen auf, bei denen die Anwesenheit der Mikrocentren mit Sicherheit konstatirt wurde:

1. Die Zellen der embryonalen Epidermis.
2. Die ektodermalen Epithelzellen der Eihäute.
3. Die Cylinderzellen des gesammten Neuralrohres.
4. Die Cylinderzellen des Gehörbläschens.

---

[2]) Adolf Dehler, Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.

5. Die Epithelzellen beider Blätter der sekundären Augenblase.
6. Die Epithelzellen der jungen Linse.
7. Die Mesenchymzellen des gesammten Embryonalkörpers.
8. Die das Cölom begrenzenden Epithelzellen.
9. Die Epithelzellen der Urwirbel, die Zellen des Urwirbelkernes sowie die Epithelzellen der Muskelplatten.
10. Die Endothelzellen der Gefässe.
11. Die rothen Blutkörperchen (in Bestätigung Dehler's).
12. Die Epithelzellen des Wolff'schen Ganges und der Urnierenbläschen.
13. Die Epithelzellen des Entoderms, besonders des Vorderdarms und der Kiementaschen.
14. Die Epithelzellen der Allantois.

In diesen Fällen handelt es sich nicht um vereinzelte Befunde, sondern der Regel nach sogar um ein massenhaftes Material, so dass wir die volle Garantie für die Richtigkeit des Mitgetheilten übernehmen können. Ich glaube mithin aus unseren Befunden unbedenklich die Behauptung herleiten zu dürfen, dass die Ubiquität der Mikrocentren für die Gewebe junger Embryonen so gut wie erwiesen sei; dass dieser Nachweis für die Centralkörperlehre recht erheblich ist, braucht nicht besonders dargethan zu werden. (Vergl. a. a. O. das Kapitel: „Theorie der Ubiquität der Centralkörper.“ [1])

Was ferner die allgemeine Hypothese von der Ubiquität der Centralkörper anlangt, auf die ich weiter unten noch einmal zu sprechen kommen werde, so bin ich für meinen Theil der Ansicht, dass man sich am besten an die bisher vorliegenden positiven Resultate hält. Diejenigen Forscher, welche in Folge des eigenen technischen Ungeschickes gerne viel Gewicht auf negative Daten legen, begehen einen methodischen Fehler; denn wissenschaftliche Schlussfolgerungen zieht man besser aus Untersuchungen, die zu positiven Resultaten führten, denn aus solchen, die ergebnislos verliefen. So lange aber die Nachforschung nach den cellulären Centren noch immer thatsächliche Ergebnisse von derartigem Umfange zu Tage fördert, wie sie mir und meinem Mitarbeiter bei den Embryonen vorliegen, so lange ist es nicht thunlich, den Standpunkt der Resignation zu vertreten. Würden wir von jener Hypothese der Ubiquität der Mikrocentren dauernd zurückkommen, so würde dies in der That eine erhebliche Resignation bedeuten, denn dürfen wir die Mikrocentren nicht in Permanenz erklären, so würde sich die Behandlung der Zellenlehre in Zukunft um Vieles schwieriger gestalten. Es ist begreiflicherweise leichter, die

[1]) M. Heidenhain, „Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc.“. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

Schicksale eines konstanten Zellenorgans durch alle Phasen des Zellenlebens hindurch zu verfolgen, als zu zeigen wie ein solches Zellenorgan de novo entsteht. Dies nebenbei. Was die Sphären anlangt, so sind mir Bildungen, die eine typische sphère attractive vorstellen, bisher nur bei den Mesenchymzellen und bei den Gefässendothelien vorgekommen; namentlich bei den ersteren findet man unter Umständen, die von Zufälligkeiten der Färbung abhängen, prächtige Bilder kleiner, von einem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum umgrenzter Sphären. Der Nachweis eben dieser Bildungen bei den übrigen Embryonalzellen dürfte nur an der Hand typischer Protoplasmafärbungen gelingen, die uns zur Zeit noch nicht vorliegen.

Weiterhin halte ich mich ausschliesslich an die Cylinderepithelzellen. Es hat sich gezeigt, dass bei diesen die Mikrocentren nicht die bei Leukocyten, Geschlechtszellen, Pigmentzellen etc. gewöhnliche centrale Lage innehalten, sondern dass sie hier der Regel nach an dem einen Ende der Zelle unmittelbar unter der freien Oberfläche des Epithels gelegen sind (Fig. 1 und 2). Haben wir z. B. eine hochcylindrische Epithelzelle des Vorderdarms (Fig. 1), so gewahren wir den Kern nächst ihrer Basis, das Mikrocentrum aber am Zellenkopfe unmittelbar unter dem

Figur 1. Epithelzellen des Vorderdarms vom Entenembryo (ca. 4 Tage alt). Vergrösserung: 2500. Die Mikrocentren bestehen aus je zwei Centralkörpern und sind unmittelbar an der freien Oberfläche des Epithels gelegen. Die Schlussleisten sind gleichfalls stark gefärbt.

das Darmlumen begrenzenden Zellkontour. Die gleiche höchst charakteristische Lage des Centrums finden wir bei den Cylinderzellen des Centralnervensystems, des Gehörbläschens, der Retina, des Pigment

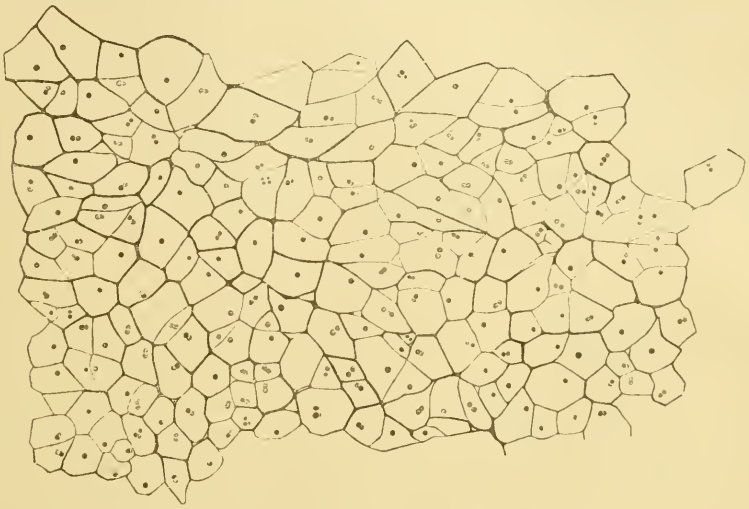
epithels etc. Bei den Epithelzellen der Urwirbel stossen wir auf besondere Verhältnisse. Hier kann das Centrum ebenso direkt an der Zelloberfläche (d. h. direkt an der Urwirbelhöhle) liegen, ist aber meist um ein Geringes in das Zelleninnere hineingerückt, so dass wir in der Urwirbelwand eine gewisse Querzone in der Nachbarschaft der Urwirbelhöhle aufweisen können, in welcher die Centren zu liegen pflegen (Fig. 2 bei b). Schneidet man auf Tangentialschnitten der Urwirbelwand der Fläche nach durch jene Querzone hindurch, so findet man, da die Zellen bekanntlich sehr dicht stehen, die Schnittfläche wie bestreut von kokkenähnlichen Körperchen, welche eben die Centralkörper sind. Bei den Urwirbelzellen ist übrigens nebenher eine

Figur 2. Urwirbelzellen vom Entenembryo (ca. 4 Tage alt). Vergrösserung: 2500. Die Mikrocentren bestehen meist aus zwei Centralkörpern. Bei b die für Urwirbelzellen besonders charakteristische Lage in der Nähe der freien Oberfläche; bei a, c, d, e verschiedene Uebergangsstellungen der Centralkörper zwischen Zellenmitte und peripherer Lage variirend. Bei d zwei anscheinend in Theilung begriffene Centralkörper.

Lagerung der Centren in der Nachbarschaft des Kerns, also in der Tiefe des Zellkörpers, etwas ganz Gewöhnliches. Zwischen der extrem tiefen und der extrem oberflächlichen Lage finden sich alle Uebergänge (Fig. 2a, c, d, e); mir scheint indessen, dass auch hier die Stellung an der Oberfläche der definitiven Ruhelage entspricht.

Sehr auffällige Bilder werden erhalten, wenn man an einem embryonalen Cylinderepithel, etwa dem des Vorderdarms oder dem des Neuralrohrs, einen Flachschnitt derart hindurchlegt, dass nur die äussersten Kuppen der Epithelzellen durch das Messer abgehoben werden. Dann sind die Kerne nicht im Schnitt enthalten. Man sieht lediglich ein

von den schwarz gefärbten Schlussleisten gebildetes polygonales Netzwerk, dessen Maschen die übrigens nicht regelmässig central gestellten Mikrocentren, je eines in einem Zellenterritorium, einschliessen (Fig. 3 und 4). Diese Bilder sind so überaus regelmässig und deutlich, dass sie eine schematische Klarheit zur Schau tragen. In diesen Fällen kann man in einem einzigen Gesichtsfelde Hunderte von Mikrocentren, welche eben so vielen Epithelzellen zugehören, auf einmal gewahren. Findet man in einem bestimmten Zellenfelde das Mikrocentrum nicht vor, so ist man häufig in der Lage zu konstatiren, dass in dem zugehörigen



Figur 3. Flächenansicht der das Neuralrohr bildenden Cylinderzellen am Uebergang vom Rückenmark zur Medulla oblongata. Entenembryo (ca. 4 Tage alt). Vergrösserung: 2500. In dieser Figur sind etwa 200 Mikrocentren mit möglichster Genauigkeit abgebildet worden. Es sind bald 2, bald 3, offenbar mitunter auch 4 Centralkörper vorhanden. Wo nur ein Centralkörper sichtbar ist, muss angenommen werden, dass ein zweiter durch den ersten völlig gedeckt ist. Wo in der Zeichnung 2 Centralkörper anscheinend neben einander liegen, zeigte sich im Präparate selbst die Orientirung meist derart, dass das eine Körperchen oberflächlich, das andere in der Tiefe befindlich war.

Zellenkörper eine Theilungsfigur enthalten ist, dass somit die Centralkörper zum Zwecke der Mitose in die Tiefe der Epithelzelle eingerückt sind. Solche Flächenbilder vom Vorderdarm und dem Centralkanal habe ich auf dem Anatomenkongresse zu Berlin (1896) vorgelegt; sie lassen sich in der gleichen Weise auch von der Retina, dem Pigmentepithel, der Gehörblase, kurz, von vielen epithelialen Formationen her erhalten, bei denen die Elemente regelmässig cylindrisch oder stäbchenförmig sind. Was das embryonale Peritonealepithel anlangt, so dürfte wohl den meisten Embryologen bekannt sein, dass die

Form der zugehörigen Zellen je nach der Region, in der sie sich finden, sehr wechselt. Aber auch bei direkt benachbarten Zellen ist die äussere Formengebung häufig recht verschieden, so dass cylindrische und flache Zellen neben einander befindlich sein können. Hiermit scheint es im Zusammenhang zu stehen, dass man bei der Flächenbetrachtung (von der freien Seite her) die Mikrocentren bald innerhalb der durch die Schlussleisten markirten Zellenfelder vorfindet, bald nicht.

Ganz ähnliche Beobachtungen über die Lagerung der Mikrocentren bei Cylinderepithelzellen sind bereits von K. W. Zimmermann gemacht worden. Dieser Forscher legte auf der Anatomenversammlung zu Strassburg (1894) Eisenhämatoxylinpräparate vom Uterus des Menschen und von der Niere des Kaninchens vor, bei denen man nächst der freien Oberfläche der Epithelzellen eigenthümliche Doppelkörperchen, die Centralkörper, wahrnehmen konnte.[1]) Indessen waren diese Präparate technisch noch so unvollkommen, dass überhaupt nur mit grösster Mühe zu sehen war, was der Autor eigentlich meinte. So ist auch seither in der Literatur Niemand auf die Zimmermann'sche Demonstration zurückgekommen, was uns nicht abhalten darf, bezüglich dieses Fundes die Priorität des Autors sowohl als auch seinen besonderen Scharfblick gebührend hervorzuheben. Unmittelbar nach meiner Rückkunft von Strassburg (Sommer 1894) fand ich die Zimmermann'schen Granula beim Hühnerembryo auf und gleich meine ersten Präparate gaben prachtvoll klare Bilder. Bezüglich der Deutung war ich damals noch unsicher und ich verschob die genauere Untersuchung auf später, da ich eine ausführlichere Mittheilung von Seiten Zimmermann's erwartete, die nun leider nicht erfolgt ist.

Nehmen wir nun die Zimmermann'schen Beobachtungen zu den unsrigen hinzu, so erhalten wir einen interessanten Ausblick auf die künftigen Schicksale der Hypothese von der Ubiquität der Mikrocentren. Diese konnten nämlich auffallender Weise bisher in leichter Weise nur in solchen Zellen dargestellt werden, welche nicht in einem (strengen) epithelialen Verbande stehen (Leukocyten, Riesenzellen, männliche und weibliche Geschlechtszellen, Bindegewebszellen, neuerdings auch Ganglienzellen), während ihre Darstellung in den gewöhnlichen Epithelzellen ungleich schwieriger war und immer nur in vereinzelten Fällen gelang (Epithelzellen des Bauchfells, der Lungen und einige mehr). Lässt sich nun zeigen, dass beim Embryo und, nach Zimmermann, auch beim Erwachsenen die Mikrocentren in den gewöhnlichen Cylinderzellen jederzeit gegenwärtig sind, so ist der Kreis derjenigen Zellformen, die bisher der Centralkörperfärbung hartnäckigen

[1]) Vergl. den Demonstrationsbericht in den Verhandl. der anat. Gesellschaft, Jahrgang 1894.

Widerstand geleistet haben, bereits ein eng umgrenzter zu nennen. Im Hinblick auf die zu erwartende völlige Verifikation der Ubiquitätshypothese wäre gerade noch ein principieller Befund zu erheben. Es müsste nämlich gezeigt werden, wo die Centralkörper nach Ablauf der Mitose in solchen Zellen bleiben, deren Kern im Centrum des Zellenleibes liegt. Ich habe nämlich gezeigt, dass mit der Anwesenheit des Mikrocentrums in den gewöhnlichen Fällen auf Grund des Spannungsgesetzes eine excentrische Stellung des Kerns einhergeht, eine Thatsache von erheblicher Bedeutung für die cellulare Mechanik, auf die früher Niemand geachtet hatte. Es giebt aber eine grössere Reihe von Zellen (z. B. Pflasterepithelzellen nach der gewöhnlichen Beschreibung, Spinalganglienzellen der Säuger und andere), bei denen eine centrale Stellung des ruhenden Kerns statt hat. Es wäre fast zu vermuthen, dass hier nicht bloss einfache, sondern mehrfache Centren während der Zellenruhe vorhanden sind, denn dann würde die centrale Stellungnahme des Kerns erklärlich sein. Nun hat Farmer [1]) die Pollenmutterzellen von Fossombronia, bei denen der Kern central liegt, speciell auf die Gegenwart der Centren hin untersucht; zwar fand er sie während der Zellenruhe nicht, aber im Beginn der Zelltheilung traten im Umfang des Kerns in regelmässigen Abständen (nach den Spitzen eines Tetraeders) vier Centren (!) auf, die sich im weiteren Verlaufe paarweise vereinigten, so dass die Mitose schliesslich doch nur eine bipolare war. Dieses letztere Faktum ist, was nebenher erwähnt werden mag, durchaus unvereinbar mit der Boveri'schen Theorie der „Centrosomen“ [2]), steht aber im Einklang mit allen empirischen und theoretischen Daten, die von meiner Seite aus über die Centralkörper gegeben worden sind. Ferner hat Meves für die Spermatogonien des Salamanders gezeigt, dass unter Umständen die das Centrum beherbergende Sphäre in viele Theile

[1]) On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Annals of Botany. Vol. IX.

[2]) Boveri sagt in seiner bekannten gegen mich gerichteten Streitschrift S. 64: „Es muss auch ein strenger Parallelismus zwischen der Theilung des Centrosoms und der der Zelle bestehen.“ Das „muss“ soll ausdrücken, dass Boveri einen Ukas erlassen hat, wonach sich jede Zelle so zu betragen hat, widrigenfalls sie gewärtigt, als „abnormal“ gemassregelt zu werden. Ferner sagt Boveri: „Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellorgan, das, durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert“ (S. 60). Diese Definition ist viel zu inhaltsarm. Man setze statt „Unter Centrosoma“ die Worte „Unter einem Kern“, und man wird sehen, dass diese Definition des „Centrosoma“ so über alle Thatsachen erhaben ist, dass sie ebenso gut und ebenso schlecht auf den Kern passt. Das Centrosoma hat sich in der That bei Boveri zu einer platonischen Idee verflüchtigt. Wie weit er mit dieser Definition gekommen ist, zeigt die Thatsache, dass Boveri bald die Centralkörper, bald die plurikorpuskulären Mikrocentren, bald die Sphären als „Centrosomen“ bezeichnet.

zerfallen kann, welche in der Zellsubstanz sich verbreiten und schliesslich den Kern so zwischen sich fassen, dass ihn die Sphärentheilchen in Form einer Hohlkugel umgeben. In diesem Falle rückt der Kern aus der Zellenperipherie in eine centrale Stellung ein. Auch hier ist mithin ein direkter Hinweis auf die Existenz mehrfacher Centren während der Zellenruhe gegeben.

Ich komme nun auf die Cylinderepithelzellen der Vogelembryonen zurück und werfe die Frage auf, wie diese sich zum Spannungsgesetz verhalten. Da stossen wir zunächst auf ein Faktum, welches dem Spannungsgesetz zu widersprechen scheint, ja im Sinne meiner literarischen Gegner vielleicht die Möglichkeit der Anwendung des Spannungsgesetzes auf diese Zellenform auszuschliessen scheint. Dieses Faktum ist dadurch gegeben, dass bei den vorliegenden Zellen das Centrum eine exquisit periphere Stellung hat. Käme aber das Spannungsgesetz, wie beim ruhenden Leukocyten, voll zur Wirkung, so müsste das Centrum die deutliche Tendenz nach der Zellenmitte zeigen.[1]) Dass es Fälle ähnlich

[1]) Diejenigen, welche Einwendungen gegen das Spannungsgesetz erhoben haben, begnügten sich durchgehends damit, einzelne Thatsachen ins Feld zu führen, welche nicht direkt mit dem Gesetz in Einklang zu bringen sind. So auch Boveri. Der Kernpunkt ist der, dass Boveri eine falsche, ich aber eine richtige Vorstellung von der Art der Gesetzlichkeit in der Natur habe. Stellt man sich auf den strengen Standpunkt der Erkenntnisstheorie, so sind niemals in der Natur weder zwei Dinge einander völlig gleich, noch auch können zwei Processe jemals genau unter derselben Form zum Ablauf kommen. Denn die Gesammtkonstellation der wirksamen Ursachen ändert fortwährend, und niemals wird an einem bestimmten Ort, in einem bestimmten Zeitmoment ein bestimmter Ursachenkomplex sich in genau derselben Weise wieder zusammenfinden, wie er andern Orts schon einmal vorhanden war. Daher ist es die Aufgabe der Naturforscher in der wechselnden Flucht der Erscheinungen, die konstant wirkenden Antheile zu suchen; diese sind die „Naturgesetze"; sie treten aber immer unter Mitwirkung von Nebenursachen in die Erscheinung, welche unter Umständen für unsre Augen die Wirkung des Grundgesetzes verschwinden machen können. Wenn daher Boveri unter anderem sich dagegen wendet, dass ich die organischen Stadien nicht als absolut identisch ansehe, sondern sie um ein Geringes verschieden annehme, und behauptet, dies sei eine Hilfsannahme, so ist dies ein falscher Standpunkt. Denn schon nach den blossen Principien des Erkennens beurtheilt, können die Radien nicht absolut gleich, sondern müssen um etwas verschieden sein, nur dass diese Verschiedenheit in praxi mit Bezug auf die Lage des Centrums wegen ihrer antagonistischen Anordnung wenig zum Ausdruck kommen wird. Anders ist die Wirkung auf den Kern; kommt in den Umfang des Kerns ein Strahl zu liegen, der um ein Weniges stärker wirksam ist, so drückt er auf denselben und verschiebt ihn nach der andern Seite, wo dann der Kern alsbald von dem symmetrisch gegenüber liegenden Strahl selbstverständlich (!) einen gleichen Gegendruck empfangen muss. So kann. wie ich ausführte, eine Polymorphie des Kerns durch Pressung auf den Kern entstehen, und die äusserst verschiedenen Grade derselben entsprechen ebenso den äusserst verschiedenen Graden der geringen Ungleichheiten der Radien. Daher hat Boveri die bis ins Einzelne strengste Durcharbeitung meiner Theorie total missverstanden, wenn

der Cylinderepithelzelle geben könne, habe ich nach einigen in der Literatur niedergelegten Daten bereits früher in Erwägung gezogen. Daher habe ich mich bezüglich des Stellungsgesetzes der Centren in einem zusammenfassenden Aufsatze (Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. I, S. 497) folgendermaassen geäussert:

„Die Mitte der ganzen Masse des Zellkörpers, die Mitte des Kerns und die Mitte des Mikrocentrums liegen auf einer geraden Linie. Diese gerade Linie bezeichne ich als die **„Zellenachse“.**

Ferner gilt für den Leukocyten Folgendes:

„Der Kern liegt immer excentrisch, meist hart an der Zellenperipherie; das Mikrocentrum hat die Tendenz, sich soweit als möglich der Zellenmitte zu nähern.“

Indem ich den ersten Theil dieses ganzen Passus fett drucken liess, wollte ich damit andeuten, dass durch diesen eine Gesetzmässigkeit von viel allgemeinerer Verbreitung zum Ausdruck gekommen sei, während ich der Meinung war, dass die in dem Schlusssatz für den Leukocyten betonte excentrische Stellung des Kerns und ebenso die centrale Stellung des Mikrocentrums in anderen Fällen durch Wirkung von Nebenursachen eventuell zum Verschwinden gebracht werden könne.

Nun haben wir eben hier bei den Cylinderzellen den Fall, dass der oben gerade so wie in der früheren Schrift fett gedruckte Passus (mit jener Annäherung, die überhaupt bei Objekten der Natur gegenüber einer mathematisch festgelegten gesetzlichen Bestimmung allein möglich ist) zutreffend ist, dass also „die drei kritischen Punkte der Zelle“ (die Mitte des Kerns, die Mitte des ganzen Zellkörpers und die Mitte des Mikrocentrums) auf eine Gerade, die Zellenachse, zu liegen kommen, dass aber die im weitern Verfolg des obigen Passus nur durch gesperrte Schrift hervorgehobene centrale Lage des Mikrocentrums (wenigstens in der Regel der Fälle) nicht mehr vorhanden ist, während schliesslich der Kern allerdings wegen der meist basalen Lage immer noch einen excentrischen Standort hat. Ich will hier einschalten, dass es uns auf die genauere Lage des Kerns bei der Cylinderepithelzelle nicht mehr ankommen kann, da in diesem Falle eben die räumliche Aufstellung des Kerns unmöglich die ausschliessliche Folge des Spannungsgesetzes sein kann. Wie ich nämlich a. a. O. ausgeführt habe,[1]) müssen die Kerne als resistente Körper von starkem Turgor bei hochcylindrischen, stäbchenförmigen Zellen in

er sagt: „Dies ist aber eine Komplikation von Annahmen, die mit Rücksicht auf den fast gänzlichen Mangel thatsächlicher Grundlagen den erklärenden Werth der Theorie sehr zusammenschrumpfen lässt.“ Der „gänzliche Mangel an thatsächlichen Grundlagen“ existirt natürlich nur in der Einbildung Boveri's.

[1]) Cytomech. Studien, S. 509.

Folge der seitlichen Pressung sich innerhalb des Epithels in mehreren Reihen über einander anordnen, um überhaupt Platz finden zu können. Also wird in vielen Cylinderzellen ein Theil der Kerne zwar basal, ein anderer Theil aber mehr nach der freien Oberfläche hin zu stehen kommen.

Ich bin also nach dem Mitgetheilten zunächst völlig berechtigt zu sagen, dass die Wirkung des Spannungsgesetzes bei der Cylinderzelle nicht völlig aufgehoben ist, da die drei kritischen Punkte immer noch auf einer Geraden liegen. Während nun im einfachen, unkomplicirten Falle,[1]) beim Leukocyten das Centrum die Tendenz hat, sich auf dieser Geraden nach der Zellenmitte hin zu bewegen, hat hier bei der Cylinderzelle genau umgekehrt das Centrum die Neigung, sich auf der gedachten Geraden nach der Zellenperipherie hin zu verschieben. Bei den Urwirbeln findet man, wie erwähnt, alle Mittellagen zwischen der centralen und der peripheren Stellung. Allein es ist das Aufsteigen des Centrums bei der Cylinderzelle ebensowenig ein Beweis gegen das Spannungsgesetz wie das Aufsteigen des Luftballons ein Beweis gegen das Fallgesetz ist. Hier wie dort werden Nebenursachen wirksam, welche dem bewegten Körper eine Richtung ertheilen, die der gewöhnlich zu beobachtenden Bewegungsrichtung direkt entgegengesetzt ist.

Wir können nun für die weitere Verfolgung des uns vorliegenden Problems eine doppelte Fragestellung einleiten, nämlich:

1. Welches sind die Nebenursachen, durch deren Wirkung das Centrum gegen die Zellenoberfläche hin getrieben wird.
2. Welches ist der Zweck dieser specifischen Einrichtung?

Dass es sich hier gewiss um eine specifische Einrichtung, welche einem besonderen physiologischen Zwecke dient, handelt, wird dem Beschauer schon nach einer kurzen Betrachtung des Objektes unwiderleglich klar, denn die Sachen liegen so, dass für die Dauer der Ruhelage der Zellen auf eine permanente Fixation der Centren nächst der freien Zellenoberfläche geschlossen werden muss. Eine solche wäre nun, wenn physiologisch zwecklos, für uns ziemlich unverständlich, auch wenn sie ihren mechanischen Ursachen nach völlig begriffen werden könnte.

ad 1 muss ich leider bekennen, dass ich über die Ursachen, welche das Gleiten der Centren auf der Zellenachse nach der Peripherie hin bedingen, ganz im Unklaren bin. Wenn man alle Bewegungserscheinungen innerhalb des Zellkörpers, welche dem Spannungsgesetz streng

[1]) Der einfachere Fall ist immer zunächst der maassgebende. Es ist z. B. falsch, bei cellular-mechanischen Problemen von so komplicirten Erscheinungen auszugehen, wie sie etwa die Befruchtung darbietet.

entsprechen, als homöotypische bezeichnet, und ebenso diejenigen, welche auf Grund andrer Ursachen stattfinden, als heterotypische, so muss die gedachte Bewegung der Centren in der Richtung der Achse nach der Peripherie als eine solche gemischten Charakters bezeichnet werden. Denn insofern die Bewegung auf der Achse selbst erfolgt, ist sie homöotypisch, da nämlich hierbei die durch das Spannungsgesetz garantirte Symmetrie der Zelle wiederum zum Vorschein kommt; heterotypisch ist sie nur dadurch, dass die Wanderung nach der freien Oberfläche führt. Wodurch diese Form der Heterotypie bedingt wird, darüber kann ich, wie schon bemerkt, zur Zeit nichts aussagen.

ad 2. anlangend den physiologischen Zweck der oberflächlichen Feststellung der Centren, will ich wenigstens einer Vermuthung Raum geben. Wenn wir uns nämlich vor Augen halten, dass die Centralkörper allgemein als Insertionsmittelpunkte der centrirten Systeme dienen und dass sie in dieser ihrer Eigenschaft hauptsächlich während der Mitose in Betracht kommen, so wäre zu folgern, dass die Thatsache der Festlegung der Centren im Zellenkopfe sich ihrem physiologischen Sinne nach als eine Vorrichtung erklärt, welche eben in unserem Specialfall der Cylinderzelle eine besondere Bedeutung für den Ablauf der Mitose haben muss. Fragen wir nun weiterhin, ob denn die Mitose einer Cylinderepithelzelle irgend ein specifisches Phänomen zeigt, welches anderen Zellen nicht in der gleichen Weise zukommt, so muss erwidert werden, dass allerdings eine solche Besonderheit vorhanden ist, und zwar finde ich diese gegeben in der bekannten Thatsache, dass die zu Beginn der Mitose sich abrundenden Cylinderzellen innerhalb des Epithels in der Richtung nach der freien Oberfläche, d. h. also in der Richtung nach dem Mikrocentrum hin „aufsteigen". Hierbei bleibt die freie Endfläche der Zelle nach wie vor in ihrer ursprünglichen Lage zwischen den Endflächen der Nachbarzellen und es retrahirt sich gleichsam der übrige Zellenkörper auf diese Stelle hin. Es wäre somit möglich, aber ich will dies, wie gesagt, nur als eine Vermuthung hinstellen, dass das oberflächlich gelegene Centrum hierbei gleicherzeit ein punctum fixum für die Zellsubstanz abgiebt, durch welches die Richtung des Kontraktionsvorganges bestimmt wird. Am Objekt selbst habe ich die Mitose der Cylinderzelle noch nicht in allen Stadien genau verfolgt und muss der definitive Entscheid dieser Frage später durch die Beobachtung beigebracht werden.

Habe ich nun im Vorhergehenden besprochen, dass die Stellung des Mikrocentrums bei der Cylinderzelle nicht vollständig dem Spannungsgesetz entspricht, so komme ich jetzt auf zwei weitere Thatsachen, welche in einer so schlagenden Uebereinstimmung mit dem Spannungs-

gesetz stehen, dass der Werth dieser theoretischen Vorstellung sich auf's Neue in hellem Lichte zeigt.

Ich habe aus dem Spannungsgesetz gewisse Ableitungen auf die Mechanik der Mitose gemacht und dies mit vollem Recht.[1]) Diese Ableitungen nennt Boveri in vollkommener Verkennung des theoretisch streng gegliederten Aufbaues meiner Arbeiten „Konstruktionen a priori", gleich als ob es sich um Willkürlichkeiten nach Analogie der Konception des „Archoplasma" handelte. Es ist in der That, um mit Boveri zu reden, „komisch", dass mein Opponent nicht, was so einfach und klar zu sehen ist, herausgefunden hat, dass ich zunächst das Spannungsgesetz auf Grund der monographischen Bearbeitung einer bestimmten in ausgezeichneter Weise geeigneten Zellform per inductionem hergeleitet habe, um dann von dem gefundenen Gesetze ausgehend die Principien der naturwissenschaftlichen Deduktion in durchaus strenger und logischer Weise auf die Mechanik der Mitose anzuwenden. Dies Verfahren war vollkommen durchdacht, und auf diese Weise glaube ich in den Komplex der mitotischen Vorgänge durch Scheidung des Wesentlichen und Unwesentlichen und durch Zusammenfassung des wirklich Zusammengehörigen einige Klarheit und Ordnung hineingebracht zu haben. Ausserdem habe ich von der Mitose vielleicht mehr am Objekte selbst gesehen als viele, die lediglich nach Erfahrungen über die in Theilung begriffene Zelle über den mitotischen Process glauben aburtheilen zu können. Allein aus den unterschiedlichen Erscheinungsweisen der Zellentheilung heraus über deren Mechanik in's Klare zu kommen schien mir unmöglich:

Der Werth meiner theoretischen Arbeiten ist darin enthalten, dass ich als erster per inductionem eine **Statik der ruhenden Zelle** entworfen habe und alsdann auf Grund dieser Statik als einer nothwendigen Vorbedingung per deductionem zur Dynamik der in Theilung begriffenen Zelle übergegangen bin.

Soweit die mikroskopische Methode in Betracht kommt, glaube ich, ist dies Verfahren das allein grundlegende und allein streng wissenschaftliche, und ebenso glaube ich auch, dass es für die Zukunft vorbildlich sein muss. Es war falsch jene der indirekten Theilung eigenthümlichen

[1]) Gelegentlich sei erwähnt, dass ich auf der Anatomenversammlung zu Berlin (1896) ein Modell zum Spannungsgesetz gezeigt habe, welches sich nach der Theilung des Centrums durch Wirkung eben dieses Gesetzes von selbst in zwei symmetrische Hälften zerlegt, gerade so wie eine Mutterzelle in zwei Tochterzellen sich theilt. Wenn dies nicht einen wirklichen Fortschritt unserer Erkenntniss auf Grund der naturwissenschaftlichen Deduktion bedeutet, so möge man mir sagen, wo die naturwissenschaftliche Deduktion mit den Erscheinungen des Lebens zu noch grösserer Uebereinstimmung zusammengetroffen ist.

Bewegungen des Zellinhaltes ihrem mechanischen Wesen nach allein aus sich heraus begreifen zu wollen, vielmehr musste zuerst die Lehre vom Gleichgewicht, von der Statik ruhender Zellen, von der bis dahin noch nicht einmal der Begriff vorhanden war, einigermaassen in's Reine gebracht sein, ehe die entsprechende Lehre von der mitotischen Dynamik mit Aussicht auf dauernden Erfolg in Angriff genommen werden konnte.

Man möge es mir nicht übel nehmen, dass ich mich in Obigem betreffs meiner Absichten und vermeintlichen Erfolge ganz unumwunden ausgesprochen habe, denn die Schrift Boveri's scheint mir zu beweisen, dass es Leute giebt, die ein Verständniss für die von mir an's Licht gezogenen neuen Gesichtspunkte entweder nicht haben oder nicht zeigen wollen. Um so dankbarer muss ich es anerkennen, dass es einige Autoren giebt, die meine Absichten nicht nur gewürdigt, sondern auch meine Auffassung bezüglich des fernerhin einzuschlagenden modus procedendi getheilt haben; diese Autoren sind Reinke, von Siedlecki, von Kostanecki.

Ich sage als sicher voraus, dass es nur nach einer Festlegung der statischen Verhältnisse der ruhenden Zelle gelingen wird, die Mechanik der Mitose mit Erfolg zu behandeln, und gerade das Verfahren aus der Statik der ruhenden Zelle auf die Dynamik der Theilung zu deduciren eignet sich in hervorragendem Maasse die verschiedentlichen während der Theilung durch einander spielenden Processe von einander kritisch zu sondern und der Einzelbetrachtung zugänglich zu machen. [1]) Inzwischen habe ich übrigens schon darauf hingewiesen, [2]) dass der experimentelle Beweis für das Spannungsgesetz und für dessen Gültigkeit während der Mitose bereits seit Langem erbracht ist und zwar durch jene zahlreichen Untersuchungen, welche die „Furchung unter Pressung" behandeln. Nach dem Spannungsgesetz lassen sich die Effekte solcher Versuche voraussagen, oder besser ausgedrückt: die Furchung unter Pressung verläuft nach den Vorschriften des Spannungsgesetzes. [3])

---

[1]) Ich mache nebenher darauf aufmerksam, dass es ganze Wissenschaften giebt, die sozusagen tagtäglich von der systematischen Deduktion leben, so z. B. die Physik und Chemie, welche immerfort aus der Molekular- und Atomentheorie heraus auf die Natur deduciren; dabei sind diese Dinge aus der griechischen Philosophie hergeholt. Weit umfassende Theorien, welche auf komplicirte Erscheinungen Bezug nehmen, werden immer nur per deductionem sich erhärten können, dies nicht auf einmal, sondern im Laufe der Zeiten.

[2]) Cytomech. Studien, S. 557 ff.

[3]) Diese Versuche haben bei sehr verschiedenen Eiern im Grossen und Ganzen die nämlichen Resultate geliefert; man darf schliessen, dass dies überall und immer so sein wird. Die Furchung unter Pressung verläuft mithin nach Maassgabe des Spannungsgesetzes, gleichviel ob centrirte Systeme in solchen Eiern für uns sichtbar sind oder nicht. Ist es werthvoll, grobsinnliche Unterlagen

Ich komme nun abermals auf die Cylinderzellen und die Ableitungen, die ich für diese aus dem Spannungsgesetze gemacht habe, zurück. Ich hatte ausgeführt, dass auch bei diesen Zellen die Mikrocentren auf eine Linie zu liegen kommen müssen, welche durch Kern- und Zellmittelpunkt hindurchkonstruirt wird. Dies trifft zu, wie wir schon wissen. Dann ferner hatte ich, zuletzt mit mathematischer Sicherheit,[1]) abgeleitet, dass die Spindelfigur senkrecht zu eben dieser Linie, der Zellenachse, stehen muss. Auch dies trifft zu, denn ich kann z. B. in der Nachbarschaft des Centralkanals bei unseren Embryonen Tausende von Theilungsfiguren beobachten, deren Achsen, in der übergrossen Mehrzahl wenigstens, paratangential zur Oberfläche des Epithels stehen; daher ordnen sich die Tochterzellen in einer Schicht neben einander an.[2])

Zur weiteren Erläuterung des Bisherigen diene inzwischen noch Folgendes. Es ist selbstverständlich, dass die Spindel im einfachsten Falle, und bei mechanischen Kalkulationen müssen wir immer von den einfachsten, nicht von den komplicirteren Fällen ausgehen, senkrecht über der Achse der Mutterzelle stehen muss. Denn werden durch eine Zellentheilung zwei Tochterzellen so gebildet, dass in den beiden Zellhälften, welche den künftigen Tochterindividuen entsprechen, die gleichen Processe in der gleichen Weise zum Ablauf kommen, so müssen auch auf die beiden Tochtercentren in gleichen Zeiten die gleichen Kräfte einwirken. Dann würden die Bahnen der Tochtercentren symmetrische, spiegelbildliche Kurven bilden und es würde die Verbindungslinie der Centren, bezw. die Spindel immer derart verschoben werden, dass sie jederzeit mit sich parallel bleibt (parallelachsige Verschiebung) oder, anders ausgedrückt, jederzeit die Richtung senkrecht zur ursprünglichen Achse der Mutterzelle innehält. Treten im einfachsten Falle die beiden Tochtercentren an entsprechende symmetrische (gegenüberliegende) Stellen des Kerns, wobei der Kern selbst in seiner Lage verharren oder, wenn er Anfangs excentrisch lag, in der Richtung der ursprünglichen Achse der Mutterzelle nach dem Centrum des Zellkörpers einrücken kann, so kann die ganze Form der Bewegung beurtheilt werden nach der Bewegung der Achsen der

für die Theorie überall zu haben, so sind sie doch nicht das allein Ausschlaggebende. Auch Atome und Moleküle sieht man nicht. Folgerichtig habe ich das Spannungsgesetz von der centrirten Struktur abgeleitet, anwendbar ist das Gesetz auch dort, wo man eine centrirte Struktnr nicht sieht.

[1]) Cytomech. Studien, S. 631 ff.

[2]) Die definitive Lage der Spindelfigur ist bereits bestimmt, wenn das Muttermikrocentrum sich getheilt hat. Hiergegen wendet sich H. E. Ziegler nach Untersuchungen am lebenden Objekt. Der Autor „denkt“ (!) sich die Centrosomen „mit Leichtigkeit und mit Sicherheit“ in die lebenden Zellen hinein. Diese Methode die Centren durch „Denken“ darzustellen ist gewiss vorzüglich, indessen bleibe ich lieber beim Alten und färbe sie mit Eisenhämatoxylin.

werdenden Tochterzellen, d. h. nach der Bewegung jener Linien, welche von dem Centrum des Kerns aus je durch die beiden sich von einander entfernenden Tochtercentren hindurchkonstruirt werden können. Bezeichnen wir die Zellenachse, da sie jederzeit von dem Massenmittelpunkt des Kerns und des Mikrocentrums getragen wird, als Radius vector, so bekommt das Gesetz eine Fassung, welche auffallenderweise der äusseren Form nach sehr ähnlich ist dem ersten Keppler-schen Gesetze:

„Die Centren bewegen sich um den Kern in ebenen Kurven, so dass ihre Verbindungslinien mit dem Kern, die Radii vectores, in gleichen Zeiten gleiche Flächenräume beschreiben."

Dies ist das Schema, das Grundgesetz oder besser: die Grundform der Bewegung der Tochtercentren im einfachsten Fall (!), wie sie sich herstellen muss nach Maassgabe des Spannungsgesetzes. Wenn auf die Tochtercentren jedoch in gleichen Zeiten ungleiche Kräfte wirken, so erhalten wir die Oscillationen der Spindelfigur, von denen H. E. Ziegler spricht. Jedoch ist dies kein mechanisch einfacher, sondern ein sehr komplicirter Fall, der nicht zur Grundlage genommen werden darf.[1])

Die Natur findet offenbar Mittel und Wege, um, wo es noth thut, von der oben ausgesprochenen Regel der Spindelstellung quer zur Achse der Mutterzelle abzuweichen, denn an solchen Cylinderepithelien wie sie z. B. in den Urwirbeln oder in dem Neuralrohr gegeben sind, trifft man hier und da Spindeln, deren Achse auch nicht annähernd paratangential zur Epitheloberfläche gestellt ist. Bei den Urwirbeln findet man die Spindeln mitunter sogar in der Richtung senkrecht zur Oberfläche und dürfte diese Stellung vielleicht damit zusammenhängen, dass ab und an einmal Zellen in den Urwirbelkern hinein abgegeben werden. Da haben wir Specialfälle, die für sich besonders untersucht werden müssen.

Nun wollen wir aber einmal festhalten, dass auf eine längere Zeit hinaus ein solches Epithel, wie das des Centralkanals, einschichtig ist und bleibt und dass die Achsen der Tochterzellen noch zur Zeit der

[1]) Als Probe für die Boveri'sche Art gegen das Spannungsgesetz zu argumentiren möge hier angeführt werden, dass es der Autor nicht verschmäht den Process der Richtungstheilungen ins Feld zu führen, weil dieser sich mit dem Spannungsgesetz nicht unmittelbar zur Deckung bringen lässt. Entweder ist Boveri in der That davon überzeugt, dass bei den Richtungstheilungen, durch welche zwei toto coelo verschiedene Abkömmlinge gebildet werden, dieselbe Mechanik herrschen müsse wie bei denjenigen Formen der Theilung, durch welche gleichwerthige Tochterzellen sich erzeugen, — dann hat Boveri in der That nur eine geringe Einsicht in das Wesen mechanischer Dinge, oder es kam dem Autor nur darauf an angebliche „Einwendungen" zu erheben, die keine sind. Ueber diese Alternative mag das wissenschaftliche Publikum entscheiden.

Anaphase in der übergrossen Mehrzahl der Fälle paratangential orientirt sind, während sie in der darauffolgenden Zellenruhe dann sämmtlich gegen die erstere Stellung um 90° gedreht sind; dann folgt hieraus, dass eine solche Drehung des Radius vector um 90° während der mitotischen Schlussbewegung stattfinden **muss!**

Und dies hatte ich schon 1893 aus dem Spannungsgesetz abgeleitet, dass eine Drehung der Achse um 90° während der Telokinese die Bedingung der Entstehung eines einschichtigen Cylinderepithels ist.

Die Drehung selbst habe ich bis zum heutigen Tage noch immer nicht beobachtet. Allein hier habe ich Tausende von ruhenden Zellen, deren Radii vectores von der freien zur basalen Fläche des Epithels gehen, und dort ebenso Tausende von Theilungsfiguren, deren Spindeln in der Richtung der Epithelebene liegen: also ist de facto erwiesen, dass eine Schlussdrehung um den Betrag von 90° wirklich statt hat. Tritt diese nicht ein, dann muss ein Dickenwachsthum des Epithels resultiren. Das Genauere möge man a. a. O. nachlesen.[1])

Im Anschluss an diese, wie man sieht, thatsächlich zutreffenden Erwägungen betreffend die Entstehung eines einschichtigen Cylinderepithels habe ich dann die Frage aufgeworfen, „ob nicht am Schlusse der Mitose in vielen specifisch geordneten Gewebsformen gesetzmässig regulirte Drehungen des Zellinhaltes zu Stande kommen, welche die Lage der Zellenachse und damit auch wieder die Lage der nächstfolgenden mitotischen Spindelfigur bestimmen".

„Für den vollständig entwickelten thierischen Körper würde jene durch die Rotation der Zellenachse gemessene Drehung des Zellinhaltes an einer bestimmten Stelle für alle im Laufe der Jahre auf einander folgenden Zellgenerationen einem ganz bestimmten Winkelwerth gleichkommen. Für die Embryonalentwicklung müsste dagegen wegen der nach verschiedenen Raumesrichtungen hin in gesetzmässiger Weise sich vollziehenden Zellentheilungen eine von vornherein festgelegte, ordnungsmässig im Laufe der Zellgenerationen sich vollziehende Aenderung der Winkelwerthe statt haben."

Auf eine genauere Verfolgung dieses nur in allgemeiner Weise vorgestellten Problems (Problem der gesetzmässigen Drehungswinkel) habe ich mich niemals eingelassen. Braus[2]) hat sich inzwischen gegen den angeregten Gedankengang ausgesprochen; der Autor weist auf die Materialverschiebungen während der Entwicklung hin. Nun, gewiss ist mir dies bekannt, dass z. B., wie Braus meint, ein einschichtiges Epithel auch auf anderem Wege zu Stande kommen

[1]) Neue Untersuchungen etc., S. 719.

[2]) Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies. Jenaische Zeitschr. Bd. XXIX, N. F. XXII. 1895.

kann, als lediglich durch paratangentiale Stellung der Spindeln und dass ebenso gewiss auch eine mehrschichtige Zellenlage sich herstellen kann ohne Aenderung der Theilungsrichtung. Aber davon war ja auch überhaupt nicht die Rede. Dass celluläre, und nicht blos diese, sondern auch Massenverschiebungen grösseren Umfangs im Laufe der Entwicklung eine grosse Rolle spielen, weiss jeder, der Entwicklungsgeschichte getrieben hat. Davon war die Rede, dass durch die Zellentheilung eine bestimmte Aufstellung des Zellenmaterials erwirkt wird, an welchem dann sekundär mannigfache Verschiebungen und Umwälzungen stattfinden können. Es handelt sich um die Frage, wie die Gesetzmässigkeit der primären Zusammenordnung der Zellen zu erklären ist. Beide Processe der Theilung und der Verschiebung laufen ja in Wahrheit durch einander; bei der begrifflichen Sonderung zum Zweck der mechanischen Analyse ist indessen die Untersuchung des für die räumliche Orientirung in Betracht kommenden Effektes der Zellentheilung voranzustellen. Ich vermeide nun, gerade so wie früher, auch heute bei der Schwierigkeit der ganzen Frage ein genaueres Eingehen auf das in Rede stehende Problem der gesetzmässigen Drehungswinkel. Ich begnüge mich inzwischen mit der Feststellung, dass bei solchen Cylinderepithelien, welche einschichtig sind und bleiben, ein gesetzmässiger Drehungswinkel von 90° vorhanden ist, und ich betone, dass sich der heuristische Werth des Spannungsgesetzes gelegentlich der Auffindung dieses bedeutenden Faktums wiederum von Neuem in glänzendem Lichte gezeigt hat. Denn es gelang auf Grund der Theorie eine Vorhersage zu machen und die Thatsache selbst dann hinterher am Objekte aufzufinden. Schon einmal hatte sich mir das Spannungsgesetz als ein hervorragendes heuristisches Princip bewährt, als ich nämlich die Telophasen der Mitose auf Grund desselben entdeckte. Ich habe aber gleichzeitig mit der eben besprochenen Verifikation der Behauptung des Vorkommens specifischer Drehungswinkel noch eine weitere sehr merkwürdige Ableitung aus dem Spannungsgesetze durch zahlreiche Beobachtungen erhärten können. Hierauf will ich nun gleich zu sprechen kommen.

Die Specialisten auf dem Gebiete der Zellenlehre werden sich entsinnen, wie ich für den Leukocyten (!) den positiven Nachweis führen konnte, dass dort die innerhalb eines Mikrocentrums enthaltenen Centralkörper gegenüber dem Kern keinerlei bestimmte Orientirung innehalten. Somit trat ich FLEMMING entgegen,[1]) der in den Fällen, wo zwei Centralkörper vorhanden sind, durch diese eine Führungs-

[1]) Neue Untersuchungen etc., S. 518 ff.

linie hindurchlegte in der Meinung, dass eine solche Linie in Ansehung der Zellstruktur einen besonderen morphologischen Werth haben müsse. Ich sprach der Flemming'schen Konstruktionslinie, da die Lage der Centralkörper beim Leukocyten durchaus wechselnd erschien, die vermuthete besondere Bedeutung ab. Indessen habe ich meine damals berechtigte Polemik gegen Altmeister Flemming mit folgenden Worten geschlossen (S. 523, Abs. 41):

„Ich muss es schliesslich als möglich bezeichnen, dass bei fixen Gewebezellen die Lage der beiden Centralkörper eine fixe werden könnte."

„Sollte sich dieses herausstellen, dann würden wir, wie ich meine, vor einer fundamentalen Thatsache stehen, welche den nächsten Anhaltspunkt für eine allgemeine Theorie der Gewebe geben würde. Indessen halte ich vorläufig die angedeutete Wahrscheinlichkeit für eine sehr geringe." (Es folgen hierauf noch einige Ausführungen über die von Flemming vermutheten Beziehungen zwischen der relativen Lage der Centralkörper einerseits und der Rabl'schen Polarität anderseits; diese Dinge will ich für heute nicht wieder aufnehmen und bitte im Bedarfsfalle im Original nachzulesen.)

Diese in dem citirten Passus meiner früheren Schrift betonte Möglichkeit, dass vielleicht im Gegensatz zu amöboid beweglichen Leukocyten die fixen Gewebezellen eine konstante Orientirung der Centralkörper zeigen könnten, hatte ich rein theoretisch, deduktiv, auf Grund des Spannungsgesetzes herausgerechnet. Für den Eventualfall, dass bei fixen Zellen eine fixe Lage der Flemming'schen Achse sich herausstellen sollte, hatte ich mir bereits die grundlegende Bedeutung eines solchen Faktums klargelegt. Wenn ich aber trotz dessen die in Erwägung gezogene Wahrscheinlichkeit des Zutreffens meiner Deduktion für eine sehr geringe erklärte, so war für mich der Gedanke maassgebend, dass theoretische Ableitungen, welche auf ein derartiges Detail hinauslaufen, wie es die gegenseitige Orientirung der Centralkörper ist, zur Zeit keine Aussicht auf Verifikation am Objekte haben könnten. Hierin wird Niemand eine besondere Inkonsequenz erblicken, denn erstlich gab es damals noch kein Beispiel dafür, dass auf Grund einer mechanischen Theorie der den Zellinhalt bewegenden Kräfte weit ausschauende Vorhersagen gemacht werden könnten, und zweitens glaubte ich, dass die feineren Effekte einer allgemeinen gesetzmässigen Wirkungsweise in der Natur sehr leicht durch Wirkungen von Nebenursachen zum Verschwinden gebracht werden könnten.

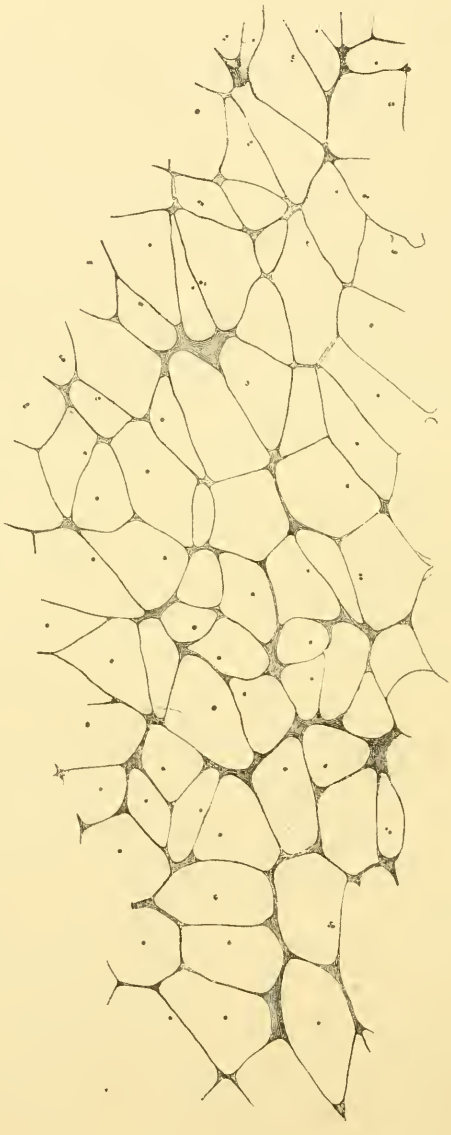
Es zeigt sich nun aber, dass die beiden Centralkörper, welche der Regel nach das Mikrocentrum der Cylinderzelle ausmachen, eine konstante Orientirung besitzen, nämlich in die Richtung der von mir sogenannten Zellen-

achse oder des Radius vector zu liegen kommen. Mithin fällt bei dieser fixen Zellenform die durch die beiden Centralkörper hindurchgelegte Linie (Flemming'sche Achse, Nebenachse, zweiter Leitstrahl) mit der von Mikrocentrum und Kernmittelpunkt getragenen Linie (Hauptachse, Radius vector, erster Leitstrahl) zusammen!

Diese Uebereinstimmung von Theorie und Thatsache enthält, wie ich denke, eine ausserordentliche Beweiskraft zu Gunsten meiner theoretischen Aufstellungen. Es erübrigt, die thatsächlichen histologischen Verhältnisse des Mikrocentrums der Cylinderzellen genauer zu besprechen und die Ursachen der specifischen Orientirung der Centralkörper nach den Principien des Spannungsgesetzes zu entwickeln.

Das Mikrocentrum besteht der Regel nach, wie schon erwähnt, aus zwei, zuweilen auch aus drei, mitunter wohl auch aus einer noch grösseren Anzahl von Centralkörpern. Indessen sind die Zwillingspärchen am häufigsten zu beobachten. Die Form des Einzelkörperchens ist gewöhnlich eine kuglige; es kommen aber nicht selten auch unregelmässige Gestaltungen vor, durch welche der Anschein erweckt wird, als ob während der Zellenruhe Knospungsprocesse an den Centralkörpern stattfinden, die zur Vermehrung ihrer Gesammtsumme innerhalb des Mikrocentrums führen. Diesen Punkt kann ich Mangels eingehender Erfahrungen nicht genauer besprechen und ich halte mich im Folgenden lediglich an die der Zahl nach überwiegenden Fälle, wo zwei Centralkörper gefunden werden. Zieht man die durch sie bestimmte Führungslinie, die Flemming'sche Achse, aus, so zeigt sich, dass sie in einer sehr grossen Zahl von Fällen mehr oder weniger genau mit der Hauptachse zusammenfällt (Fig. 1 u. 2). Doch kommen viele bedeutendere Abweichungen von der Regel vor. Dies ist nicht dahin zu verstehen, als ob irgend ein Mikroskopiker beim Anblick der Präparate auch nur einen Augenblick darüber im Zweifel sein könnte, dass die Nebenachsen bei der Cylinderzelle thatsächlich die behauptete Orientirung im Allgemeinen besitzen; denn die bestimmte Stellung der Doppelkörperchen fällt sofort als etwas besonders Merkwürdiges in's Auge. Man kann da ohne Weiteres ganze Serien von Zellen auffinden, bei denen Haupt- und Nebenachsen annäherungsweise zusammenfallen. So entsinne ich mich z. B. eines Falles, wo ich in der Wand eines Urwirbels neben einander 17 Mikrocentren zählen konnte, welche alle die besprochene Orientirung in übereinstimmender Weise zeigten, da kann natürlich von Zufälligkeiten keine Rede mehr sein. Forscht man aber im Einzelnen genauer nach, so fällt auf, dass Abweichungen etwa bis zu 45° noch ziemlich häufig sind. Auch verhalten sich hierin verschiedene Cylinderepithelien verschieden. Bei den Zellen des Neuralrohres sind die Abweichungen offenbar häufiger, bei denen des Entoderms seltener. Die Urwirbelzellen habe ich speciell daraufhin unter-

sucht, ob der Fall häufig sei, dass zweiter und erster Leitstrahl sich rechtwinklig schneiden, eine Anordnung, die das Extrem der möglichen Abweichung vorstellen würde. Ich kann nun versichern, dass



Figur 4. Flächenansicht des Vorderdarmepithels von einem ca. viertägigen Entenembryo. Vergrösserung 1660. Man sieht meist nur einen Centralkörper, da die in der Regel doppelten Körperchen in der Aufsicht sich decken. Man beachte das charakteristische Gepräge der Schlussleisten: wo drei und mehr Zellen dicht an einander grenzen, entwickeln sich breitere Massen von Kittsubstanz, da die Ecken der Zellenpolygone abgerundet sind und freie Räume zwischen sich lassen, welche eben eine Füllmasse erfordern.

dies sehr selten vorkommt. Wäre keine bestimmte Gesetzmässigkeit vorhanden, so müsste dieser Zustand natürlich ebenso häufig sein als jener andere, wo Haupt- und Nebenachsen zusammenfallen.

Das gesetzmässige Verhalten in der Stellung der Centralkörper wird besonders auffällig, wenn man Flächenschnitte und senkrechte Durchschnitte der Epithelien in Vergleich zieht. Nimmt man z. B. entodermales Cylinderepithel als Paradigma, so sieht man auf dem senkrechten Durchschnitte, also in der Profilansicht, beide (!) Centralkörper (Fig. 1); vergleicht man hiermit den Flächenschnitt, bei dem die Achsen der Zellen die Richtung senkrecht zur Schnittebene haben und gegen den Beschauer gewendet sind, so sieht man nunmehr in den meisten Fällen nur einen (!) Centralkörper, da nämlich in der Flächenansicht die beiden Körperchen sich gegenseitig ganz oder grösstentheils zu decken pflegen (Fig. 4). Beim Neuralrohr, wo, wie gesagt, die Abweichungen der Nebenachsen von der Normalstellung häufiger sind, ist man in der Lage auch auf Flächenschnitten häufig beide Centralkörper wahrnehmen zu können (Fig. 3), doch liegt dann in der Regel der eine in der Höhe, der andere in der Tiefe des Schnittes, so dass auch bei dieser Ansicht leicht erkannt werden kann, dass die Nebenachsen gegenüber der Epitheloberfläche in steiler Neigung befindlich sind. Hier kommen also ausser der Normalstellung zahlreiche Abweichungen vor — im Präparat —! Ob sie indessen im Leben ebenso häufig sind, das möchte ich stark bezweifeln. Jeder aufmerksame Histologe weiss nämlich aus Erfahrung, dass bei embryonalen Geweben die freien Enden der Epithelzellen gelegentlich der Konservirung leicht geschädigt werden. Das Gewöhnliche ist, dass die Zellenkuppen sich in starkem Maasse nach aussen hervorwölben oder dass sogar eiweissartige Flüssigkeitstropfen aus der Zellenkuppe austreten. Dies sind Artefakte, und zwar sind es, gegen den normalen Zustand gehalten, relativ starke Veränderungen. Sie finden sich auch in unseren Präparaten und besonders an den Zellen des Neuralrohres. Sollten da nicht vielfach die direkt unter der freien Zellenoberfläche gelegenen Centralkörper artificielle Verschiebungen erleiden können? Dass die Abweichungen gewiss nicht allein artificieller Natur sind, das geht klar aus dem Verhalten der Urwirbelzellen hervor; denn hier ist es das Gewöhnliche, dass das Mikrocentrum nicht ganz an der freien Oberfläche, sondern etwas weiter in die Tiefe des Zellkörpers hineingerückt liegt; und doch zeigen sich auch hier häufige Winkelabweichungen zwischen erstem und zweitem Leitstrahl.

Alles in Allem genommen müssen wir mithin für die Cylinderzelle denjenigen Zustand als den primären ansehen, bei welchem die beiden Achsen zusammenfallen; denn der Umstand, dass dieses charakteristische Faktum so überaus häufig gefunden wird, leitet uns direkt darauf hin, dass ein Gesetz existiren muss, welches für den Fall, dass es ohne die Interkurrenz sekundärer Nebenwirkungen in die Erscheinung tritt, eben jene eigenthümliche Stellung der Centralkörper zur

Folge hat. Das bestimmende Moment ist, wie ich nun zeigen will, das Spannungsgesetz.

Soll die primär konstante Orientirung der Nebenachsen ursächlich erklärt werden, so muss man auf die Mitose und zwar auf die Anaphase zurückgehen. Wir wissen aus einer sehr grossen Reihe von Erfahrungen, dass die an den Spindelspitzen befindlichen Centralkörper die Gepflogenheit haben sich gerade um diese Zeit zu theilen. Die beiden Tochterkörperchen findet man gewöhnlich derart gelagert, dass die durch sie hindurchgelegte Linie, d. i. die Nebenachse oder der zweite Leitstrahl meiner Terminologie, senkrecht auf der Spindelachse steht, welche letztere wiederum identisch ist mit den beiden in Eins zusammenfallenden Hauptachsen der in Entstehung begriffenen Tochterzellen. Ist dies die gewöhnliche Lage der Dinge, so kommen doch auch Fälle vor, wo die beiden Centralkörper der Anaphase nicht senkrecht über der Achse der Theilungsfigur stehen. Allein dies macht für unsere Betrachtung nichts aus, da, wie ich früher zeigte, häufig eine Ueberzahl von Centralkörpern („Nebenkörperchen") aus der voraufgegangenen Zellenruhe mit in die Mitose herübergenommen werden, so dass die besprochenen Abweichungen allein schon aus dem Vorkommen solcher Nebenkörperchen erklärlich wären; dann hatte die entsprechende Centralkörpertheilung eben nicht während der Anaphase, sondern in einer viel früheren Epoche stattgefunden. Stehen dagegen, wie meistens, die doppelten Centralkörper senkrecht über der Spindelachse, so wird die zugehörige Theilung der Regel nach erst in einem späteren Stadium der Mitose erfolgt sein. Eine derartige Theilung des Mikrocentrums entspricht nun zunächst einmal genau dem Spannungsgesetz, da die Theilungsrichtung übereinstimmt mit der grösstmöglichen Resultante der am Muttermikrocentrum ausgeübten Kräftewirkungen. [1])

Denken wir uns nun bei der in Theilung begriffenen Cylinderzelle durch die Spindelspitze senkrecht zur Spindelachse eine Ebene hindurchgelegt, so ist klar, dass es in dieser viele Richtungen senkrecht zur Spindelachse giebt, und es würde dem Spannungsgesetze nicht blos entsprechend (homöotypisch) sein, wenn die Theilung des Muttermikrocentrums in irgend einer derartigen Richtung vor sich geht, sondern eine homöotypische Theilung wäre auch dann noch vorhanden, wenn die Theilungsrichtung oder der zweite Leitstrahl gleicher Zeit senkrecht auf der Oberfläche des Epithels steht. Dies muss wohl der Fall sein. Denn nach dem Spannungsgesetz ist die Orientirung zweier zu einem Mikrocentrum gehöriger Centralkörper zwar nicht in Beziehung auf den ortsbeweglichen Kern, wohl aber

[1]) Es liegt hier genau dasselbe mechanische Verhältniss vor wie bei der Theilung des Mikrocentrums im Beginn der Mitose (Cytomechanische Studien, S. 534 ff.)

in Beziehung auf den Zellumfang konstant. So wäre es dann erklärlich, dass der zweite Leitstrahl auch nach dem völligen Abschluss der Mitose auf der Epitheloberfläche senkrecht stehend gefunden wird und mit dem ersten Leitstrahl zusammenfällt. Denn aus dem Spannungsgesetz ergiebt sich, wie gesagt, ein Princip der primären Konstanz der Nebenachsen, und wenn der zweite Leitstrahl gelegentlich der Theilung der Centralkörper in der Anaphase eine bestimmte Orientirung auf Grund des Spannungsgesetzes erhielt, so muss er diese auch späterhin auf Grund eben des Spannungsgesetzes beibehalten.

Wie man sieht, lässt die Theorie an dieser Stelle eine Lücke. Denn an und für sich wären ja in der Anaphase verschiedene Theilungsrichtungen des Mikrocentrums senkrecht zur Spindelachse möglich, während de facto erforderlich ist, dass allein diejenige Richtung innegehalten wird, welche zugleich der ursprünglichen Hauptachse der Mutterzelle parallel ist. Da eben dieses Erforderniss eine bilaterale Symmetrie der Zelle voraussetzt, so werden wir hier zum ersten Male mit Nothwendigkeit darauf geführt die Zelle als ein Bilaterium anzunehmen, während früher ja nur eine allgemeine Wahrscheinlichkeit dafür sprach. Ich habe nun die mir vorliegenden Präparate daraufhin angesehen, ob auf den Dyasterstadien der Chromatinfigur bereits verdoppelte Centren zu finden sind und ob die durch sie hindurchgelegte Achse jetzt schon senkrecht auf der Epitheloberfläche steht. Indessen bin ich noch zu keinem positiven Resultat gekommen, da die Beobachtung der Centren um diese Zeit bei den sehr kleinen Objekten erschwert ist. In unseren bisherigen Präparaten finde ich das Mikrocentrum um diese Zeit meist als ein einfaches Körperchen, welches vielleicht als eine Verklumpungsfigur zu deuten ist. Die wenigen positiven Befunde, welche bisher erhoben werden konnten, geben keinen genügenden Anhalt, da, wenn in Sachen der Centralkörper etwas festgestellt werden soll, immer grosse Reihen gleichartiger einwandsfreier Beobachtungen erforderlich sind. Inzwischen muss ich eben darauf Gewicht legen, dass sowohl die in Beziehung auf den Kern bei den Leukocyten inkonstante und ebenso die bei den fixen Cylinderzellen konstante Lagerung der doppelten Centralkörper dem Spannungsgesetz gleicher Weise entspricht, und dass der heurige Befund an den fixen Zellen mit einer Vorherbestimmung zusammenfällt, welche schon vor Jahren an der Hand unseres Gesetzes gemacht werden konnte. Die Inkonstanz der Lage ist im ersteren Falle der Theorie nach wesentlich bedingt durch die thatsächliche Inkonstanz des Drehungswinkels zur Zeit der Schlussbewegung, während die zu Tage getretene Konstanz der Lage der Centralkörper im letzteren Falle ebenso bedingt ist durch die thatsächliche Konstanz des zugehörigen Drehungswinkels. Denn haben wir eine grössere Reihe von Zellen, bei denen während der Anaphase

die Theilung des Centralkörpers überall senkrecht zur Spindelachse stattfindet, so wird, wenn die Schlussdrehung bei allen Individuen einen bestimmten Winkelwerth erreicht und in der nämlichen Ebene erfolgt, die Stellung der Centralkörper in Beziehung auf den Kern schliesslich auch überall die nämliche sein. Dies ist der Fall der Cylinderepithelzelle. Ist aber die Schlussdrehung verschieden gross oder erfolgt sie nicht überall in der gleichen, sondern in verschiedenen Ebenen, so muss die Lage der Centralkörper gehalten gegen den Kern am Ende sich als eine wechselnde darstellen.

Die bei ruhenden Cylinderzellen nebenher häufigen Winkelabweichungen zwischen erstem und zweitem Leitstrahl dürften sich zum Theil wohl daraus erklären, dass die Spindel nicht immer genau paratangential steht, sondern häufig eine bald geringere, bald grössere Neigung gegen die Epitheloberfläche zeigt.

Das ebenfalls häufig zu beobachtende Auftreten von drei und mehr Centralkörpern hat ferner meiner Meinung nach eine grundsätzliche Bedeutung für die nächstablaufende Mitose. Denn da de facto in der Ruhe erster und zweiter Leitstrahl zusammenfallen, so müsste bis zum Beginne der nächsten Mitose, da die Tochtermikrocentren sich in einer Richtung senkrecht zur ursprünglichen Hauptachse der Mutterzelle entfernen, entweder eine Drehung des zweiten Leitstrahls um 90° stattfinden oder es müsste eine kompensatorische Erzeugung neuer Centralkörper eintreten, mit welcher dann eine Verschiebung und Neuordnung der Ursprungspunkte der centrirten Radien verbunden zu denken wäre. In der That habe ich auch in früheren Jahren schon bei dem mir damals vorliegenden Objekte des Leukocyten die innerhalb eines bestimmten Mikrocentrums stattfindende Neuerzeugung eines dritten und vierten Centralkörpers nie anders als im Sinne einer kompensatorischen Erscheinung aufgefasst. Bei den fixen Zellen wird man in Zukunft, wie ich hoffe, Handhaben genug finden, um diese Frage zu prüfen und ich werde mich selbst bemühen das nöthige Material zum Beweise für oder gegen die gedachte Auffassung zusammenzutragen.

Würzburg, Ende Juli 1896.

Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen

von

Prosector Dr. **Martin Heidenhain** in Würzburg.

Mit 20 Abbildungen im Text.

Nur durch Zufall bin ich auf das Objekt gestossen, welches ich im Nachfolgenden veröffentlichen will. Im Jahre 1893 konservirte ich eine mesenteriale Lymphdrüse von einem jungen Kaninchen, welches etwa sechs Wochen alt gewesen sein kann, und in dieser Drüse fand ich vielkernige Riesenzellen mit sehr leicht darstellbaren Mikrocentren. Ich hatte zunächst nur einige Schnitte des in Sublimat fixirten Präparates in Biondi'scher Lösung gefärbt und mich darauf beschränkt, diese oberflächlich zu durchmustern. An dem Objekte selbst lag mir damals nichts, ich hatte nur die Absicht eine Probe auf die Güte der betreffenden Farbstoffquantität zu machen. Da mir hierbei die Riesenzellen mit ihren Centren zu Gesichte kamen, so konnte ich fürs Erste bei einer im Ganzen nur flüchtigen Beobachtung wenigstens soviel ermitteln, dass bei mehrkernigen Riesenzellen auch mehrfache Mikrocentren vorkommen, ein Befund, der bereits früher von mir gelegentlich mitgetheilt worden ist (Nr. 16, S. 670). Dies ist nun allerdings ganz richtig, allein die spätere genaue Nachforschung, welche von 1895 datirt, hat mich dahin belehrt, dass das Mikrocentrum bei der hier vorliegenden Form von Riesenzellen viel häufiger ein einfaches, ungetheiltes ist. Die genauere Untersuchung lehrte ferner auch, dass diese Zellen in zweifacher Hinsicht pathologischer Natur sind; sie sind nämlich erstlich einmal auf Grund eines pathologischen Processes in dieser Lymphdrüse entstanden, und zweitens sind zwar nicht alle, aber viele von ihnen in cellulärer Degeneration begriffen.

Trotzdem bot die Untersuchung dieser Zellenform ein hohes Interesse, namentlich wegen der typischen Aufstellung der Kerne und der Centren, und aus diesem Grunde habe ich auch beispielshalber zwei Exemplare, eines mit einfachem, eines mit mehrfachem Mikrocentrum, auf der Berliner Anatomenversammlung (1896) vorgelegt (Siehe den Demonstrationsbericht in den Verhandl. der Anatom. Gesellsch.).

Da mein ganzes Material sich auf eine einzige Lymphdrüse beschränkte und von der Sektion des Thieres her mir nichts mehr erinnerlich ist, so kann ich nicht sagen, warum diese Riesenzellen zur Entwicklung kommen mussten. Da die bei uns im Haus gehaltenen Kaninchen von dem beauftragten Diener meist recht schlecht versorgt werden und um dessentwillen fast immer an chronischem Darmkatarrh leiden, so mag ein solcher Zustand Ursache jener pathologischen Veränderung geworden sein, welche die Drüse selber zeigt. Die primäre Erkrankung scheint zunächst die Gefässe betroffen zu haben; an diesen finden wir vielfach die Endothelzellen im Zustande der Wucherung und starken Vergrösserung. Die Kerne sehen prall und rund aus, der Zellleib ist protoplasmareich und zeigt mitunter ein sehr deutliches Mikrocentrum; das Gesammtbild des Endothels gleicht häufig einem etwas unregelmässigen Pflasterepithel. Ob nun die Entstehung der Riesenzellen von den Endothelzellen ausging oder von Zellen, die im Umfang der veränderten Gefässe lagen, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Drüse ergab nämlich histologische Bilder sehr komplicirter Art.

Durchmustert man die von mir später in grösserer Zahl angefertigten mit Rubin nachgefärbten Eisenhämatoxylinpräparate, so fallen schon bei schwacher Vergrösserung in der sonst, wie bekannt, bei einer Lymphdrüse ziemlich gleichmässig mit Kernen bestreuten Schnittfläche der Rindenzone Stellen auf, an denen das Drüsengewebe offenbare, tiefgreifende Architekturveränderungen erlitten hat. Man bemerkt da zunächst inselartige Einschiebungen breiter, stark roth gefärbter Plasmamassen, in denen die Kerne sparsamer liegen. Bei starker Vergrösserung präsentiren sich die stark roth gefärbten Substanzinseln vielfach unter höchst merkwürdigen Bildern, welche nur schwer einer treffenden Beschreibung fähig sind. Man hat da oft ganz wunderliche Aggregationen plasmodienartiger Massen vor sich, in deren Bereich die Abgliederung in einzelne Zellenterritorien stellenweise gar nicht möglich ist, da die orientirenden Zellengrenzen theils nicht deutlich ausgebildet sind, theils völlig zu fehlen scheinen; an Orten, die dieses Gepräge tragen, liegen auch Kerne und Centren in der plasmatischen Grundmasse ohne sichtbare Ordnung, dem Anschein nach ziemlich wirr durcheinander. Hierzu kommen noch zwei weitere auffallende Erscheinungen. Erstlich umschliesst die plasmatische Substanz hier und dort, oft in grösserer Zahl, helle, inhaltsleere Lücken,

die etwa die Form von Spalträumen haben, und zweitens finden wir in ihr nicht selten tiefschwarz gefärbte, häufig gefaltete, feine Häutchen oder Membranellen, die, so weit ich sehe, bezeichnender Weise immer in Form von Röhren zusammengebogen sind. Diese Röhren haben an sich immer einen ziemlich grossen Durchmesser, sind aber oft kollabirt, zusammengefallen; wenn ein Inhalt in ihrem Lumen vorfindlich ist, sieht er wie cellulärer Detritus aus. Neben und mit allen diesen histologisch kaum näher zu charakterisirenden Bildungen treffen wir aber auch auf vollkommen regelmässig gestaltete, vielkernige Riesenzellen der verschiedensten Grösse; sie liegen zum Theil völlig isolirt im Drüsengewebe, so dass sie ganz leicht übersichtlich sind. Diese Zellen sind es natürlich allein, welche uns näher interessiren können und im Späteren genau beschrieben werden sollen. Bevor ich hierzu übergehe, möchte ich indessen nach allem, was ich gesehen habe, wenigstens eine Vermuthung über das Zustandekommen der vorhin geschilderten pathologischen Produkte aussprechen.

Dass tiefgreifende Veränderungen an den Gefässen vorhanden sind, ist keine Frage. Die Gefässe sind zum Theil durch Wucherung des Endothels obliterirt und wahrscheinlich sind hier und dort die erkrankten Gefässe mit der Zeit einer vollständigen Entartung anheimgefallen. Es mögen nun in der Umgebung solcher Gefässe unter der Wirkung des pathologischen Reizes die Riesenzellen aus Leukocyten (?) sich hervorgebildet haben. Nun ziehe man in Rechnung, dass in dem engmaschigen Retikulum der Lymphdrüse für die Entwicklung sehr grosser Zellkörper an den meisten Stellen kein genügender freier Spielraum vorhanden sein wird: so können die konfusen Ansammlungen plasmodienartiger Gebilde in der Weise entstanden sein, dass die zu Riesenzellen auswachsenden Leukocyten sich dem kommunicirenden Hohlraumsystem, dem vielgestaltigen Gewinkel des Retikulums anpassten. Hierbei mussten dann die Bälkchen des Retikulums von den Leibern der Riesenzellen vielfach umwachsen werden, ja sie wurden vielleicht an vielen Stellen sogar geradezu in ihr Inneres aufgenommen. Fand ein ähnlich gearteter Process statt, dann muss man natürlich auf feinen Schnitten nahezu unentwirrbare Bilder der regellos durcheinander geschobenen polymorphen Zellkörper erhalten. Die klaren Spalten und Lücken in den Plasmamassen, welche oben erwähnt wurden, möchte ich durch Resorption inkorporirter Bestandtheile des Lymphdrüsengewebes erklären. Die schwarzen, gefalteten, röhrenförmigen Membranellen bin ich geneigt, auf die zu Grunde gegangenen Blutgefässe zu beziehen. Man könnte nämlich ohne grossen Zwang diese merkwürdigen Häutchen für die letzten Reste der elastischen Intimae kleiner Arterien ausgeben, welche dem völligen Schwunde bis zuletzt trotzten.

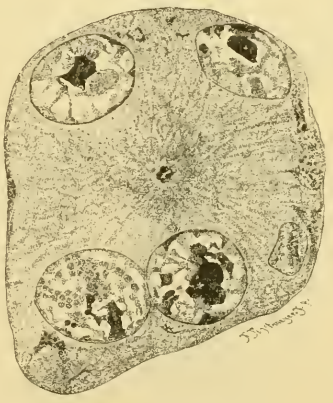
Auf diese letzte Auseinandersetzung kann ich natürlich gar kein

Gewicht legen, da es sich hier in der That um Kombinationen gewagter Art handelt. Man möge entschuldigen, dass ich diesen blossen Vermuthungen hier Raum gebe; ich hatte naturgemäss das Bestreben, mir wenigstens eine ungefähre Vorstellung von diesem krankhaften Processe zu erwerben, dessen Begleiterscheinungen mir Material zu einer cellularhistologischen Studie gaben, und ich bin vielleicht einer Frage des Lesers zuvorgekommen, wenn ich in Kurzem auseinandersetzte, welche Anschauung ich als Autor schliesslich über den zu Grunde liegenden pathologischen Vorgang hatte. Für das Nachfolgende ist es im Uebrigen ganz gleichgültig, ob die in meinen Präparaten in erheblicher Zahl vorfindlichen regelmässig gearteten Riesenzellen pathologischer Natur sind oder nicht, denn wir wollen bei ihnen nur einige allgemeine Verhältnisse der Zellkonstitution in näheren Betracht ziehen. Pathologische Zellformen sind ja doch nicht solche, die in jeder Beziehung sich anders verhalten als normale Zellen. Entweder wird es sich um Individuen handeln, die dem normalen Bestande des Körpers überhaupt nicht angehören und erst auf einen pathologischen Reiz, auf einen abnormen Lebensvorgang hin entstanden sind, oder es sind krankhafte, vielleicht degenerirende, absterbende Zellen, welche bei gesunden Zeiten integrirende Bestandtheile des Körpers waren. Beide Momente, Neoplasma und Entartung, können auch zusammentreffen, insofern atypische, auf neoplastischem Wege entstandene Zellen, nachdem sie eine Zeit lang lebenskräftig gewesen sind und eine aktive Rolle gespielt haben, häufig hinterher der Entartung und der schliesslichen Auflösung anheimfallen. Wenn Entartungserscheinungen vorhanden sind, so wird die allgemeine Zellenlehre gewöhnlich an dem betreffenden Objekt ein geringes Interesse haben. Dagegen kann die Untersuchung atypischer, aber im Uebrigen lebenskräftiger Zellen, die ihre Existenz und ihre besondere körperliche Ausbildung einem abnormen Lebensvorgang verdanken, unter Umständen zu Ergebnissen führen, die auch für den Cellularhistologen von bedeutendem Werthe sind. In solchen Fällen werden ja die Kerne, die Centren und die Zellsubstanz die nämlichen allgemeinen Eigenschaften haben wie in analogen normalen Fällen und namentlich werden die physiologischen Wechselwirkungen zwischen den genannten Hauptbestandtheilen des Zellkörpers nicht von Grund aus andre sein können wie sonst. Auf die Untersuchung der gegenseitigen Beziehungen zwischen Mikrocentrum, Kern und Zellsubstanz kommt es mir aber hauptsächlich an.

Die hier behandelten Riesenzellen sind durch pathologischen Reiz entstanden und ausserdem — leider — zum grossen Theile in Entartung begriffen. Soweit dies Letztere der Fall ist, interessirt uns nicht die besondere Form der Entartung, sondern, wenn wir degenerirende Zellen zur Untersuchung mit heranziehen, so legen wir nur auf

diejenigen allgemeinen Eigenschaften Werth, welche für diese Zellform auch im nichtentarteten Zustande durchgehends charakteristisch sind. Solche charakteristische Eigenthümlichkeiten finden wir aber vor Allem in der gegenseitigen Orientirung von Mikrocentrum und Kernen und in der allgemeinen Beschaffenheit des Mikrocentrums selbst; das sind mithin Dinge, die selbst bei fortschreitender Entartung nicht so leicht einer den Beschauer irre leitenden Alteration anheim fallen. Ich erinnere hier daran, dass ich schon vor Jahren gezeigt habe, wie bei degenerirenden Leukocyten der Kern und das Mikrocentrum mit der Sphäre sich bis zu allerletzt erhalten, während gleicherzeit die Zellsubstanz durch Zerfall und nachfolgende totale Resorption bereits vollständig geschwunden sein kann (Anat. Anz. Bd. VI, S. 421, 1891).

Ich gehe nun zu meinem eigentlichen Thema, zur Beschreibung der Riesenzellen über. Sie fanden sich in allen Grössen bis zu etwa 36 μ in der grössten Ausdehnung [1]). Die kleinsten Zellen dieser Art legen ihrer Beschaffenheit nach den Gedanken nahe, dass sie aus Leukocyten hervorgegangen sind, obwohl sich dies keineswegs strikte beweisen lässt; es finden sich unter Anderem einkernige, durchaus leukocytenähnliche, aber sehr plasmareiche Zellen mit grossem Mikrocentrum, welche eventuell als Uebergangsglieder angesehen werden könnten. Wegen des gänzlichen Mangels an wirklichen Proliferationserschei-



Figur 1.
Riesenzelle mit relativ kleinem Mikrocentrum. Die Centralkörper sind deutlich durch eine besondere Zwischenmasse unter einander verbunden. Um das Centrum herum ein dunkel gefärbter Hof, in der Zellsubstanz eine ausgebreitete radiäre Streifung. Vergrösserung: 2500.

nungen konnte die Entwicklung selbst nicht untersucht werden; ich habe niemals weder eine direkte, noch eine indirekte Kerntheilung oder auch nur Spuren einer solchen wahrgenommen; der Process der Entstehung dieser Zellen schien zum Stillstand gekommen zu sein, worauf auch eben der Umstand hindeutet, dass viele dieser Zellen die deutlichen Erscheinungen des inneren Verfalls aufwiesen. Die Form der Zellen ist im einfachsten Falle eine rundliche (Fig. 1 und 2), rundlicheckige,

[1]) Einige der grössten Zellen habe ich ausgemessen; sie maassen 25 : 21; 27 : 18; 31 : 22,5; 35 : 27; 36 : 22,5; 36 : 25 μ.

ovoide, häufig auch den räumlichen Bedingungen der Umgebung mehr oder weniger angepasste; trifft dies letztere zu, so weist der äussere

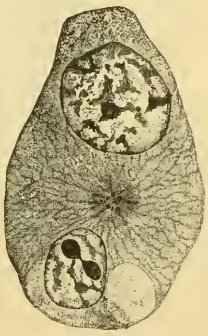
Figur 2.
Riesenzelle mit auseinandergezogenem Mikrocentrum. Dieses zeigt rechts und links je eine grössere Anhäufung von Centralkörpern, welche untereinander durch einen Strang der Zentralkörper-Zwischenmasse verbunden sind. In letzterem sind einige Centralkörper eingesprengt. Um das Mikrocentrum ein sphärenartiger Protoplasmahof. In der Zellsubstanz eine undeutliche Radiärfaserung. Kerne anscheinend normal. Durchmesser der Zelle 25 : 20,5 μ. Längsausdehnung des Mikrocentrums = 5,5 μ. Vergrösserung: 2500.

Zellkontour allerhand dementsprechende Unregelmässigkeiten auf (Fig 7). Es ist nun eben sehr bemerkenswerth, dass diese Riesenzellen — natürlich abgesehen von den oben erwähnten plasmodienartigen, nur mehr oder weniger zellenähnlichen Körpern — trotz mannigfacher Variabilität im Einzelnen doch alle den nämlichen inneren Habitus aufweisen, so dass wir eine merkwürdige Uebereinstimmung der inneren Konstitution finden. Wie sich gleich zeigen wird, haben diese pathologischen Zellformen eine Architektur, welche durchaus nach Analogie normaler Zellen gebildet ist.

Ich beginne die Detailschilderung mit der Darstellung der Verhältnisse des Mikrocentrums. Dieses ist, wie schon erwähnt wurde, entweder einfach, — dies wäre der gewöhnliche Fall, — oder es ist mehrfach in zwar seltener vorkommenden, aber im Ganzen doch zahlreichen Fällen (Fig. 5). Ist nur ein einziges Mikrocentrum vorhanden, so liegt dasselbe rein central. Diese Aufstellung des Centrums ist so typisch und so charakteristisch, dass man bei der Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Zellen nur immer wieder über die strenge Durchführung dieser Stellungsregel erstaunt sein kann. Bei so grossen Zellen wird man natürlich nicht verlangen können, dass auf jedem einzelnen Durchschnitt das Mikrocentrum genau den geometrischen Mittelpunkt innehält. Vielmehr würde, wenn eine geometrisch genaue Taxation der Lage ermöglicht werden sollte, nöthig sein, dass der ganze Zellenkörper aus der Schnittserie körperlich sich rekonstruiren liesse. Einen solchen Versuch zu machen, erschien überflüssig, da schon eine flüchtige Durchsicht der Präparate bezüglich der centralen

Aufstellung des Mikrocentrums vollständig überzeugend war. Dass die Mitte oder der Schwerpunkt des Zellkörpers der natürliche Ort des Mikrocentrums sei, das hatte ich zuerst auf Grund meiner Untersuchungen am Leukocyten erschlossen, obwohl bei dem Gros der ordinären Lymphzellen mit kugligem Kern [1]) die Zellenmitte de facto vom Mikrocentrum garnicht erreicht werden kann, da nämlich der Durchmesser des Kerns gewöhnlich grösser ist als der Radius des ganzen Zellkörpers und somit der central gelegene Bereich des Zellenkörpers naturgemäss vom Kern mit in Beschlag genommen wird. Hier aber haben wir eine Zellenspecies, bei der die Kerne, da sie relativ klein sind, dem Mikrocentrum in der Platzfrage nicht störend in den Weg treten, bei der auch im Uebrigen der innere Aufbau nicht im Geringsten irgendwie durch besondere Einrichtungen komplicirt ist, und so treffen wir die Centralkörpergruppe genau dort, wo der gewöhnliche Ort ihrer primären Ruhelage ist. Diese Aufstellung des Centrums in der Zellenmitte erklärt sich gerade wie beim Leukocyten durch das Spannungsgesetz, nur dass hier die Wirkung eben dieses Gesetzes auf das Centrum viel reiner zum Ausdruck kommt als dort. Wir werden noch weiterhin sehen, dass diese Riesenzellen in jeder Beziehung eine typische Illustration zum Spannungsgesetz vorstellen.

Die Mikrocentren bestehen hier bei unseren Riesenzellen wie überall aus einer Mehrzahl von Centralkörpern. Diese selbst verhalten sich genau so wie beim Leukocyten (Fig. 6). Es sind kleine kuglige Körperchen, deren Durchmesser im Durchschnitt der Schätzung nach noch nicht 0,5 μ beträgt. Sie sind im Uebrigen verschieden gross und im Präparat auch verschieden stark durch das Eisenhämatoxylin gefärbt; einige sind nur schwach, andere sehr stark tingirt.



Figur 3.
Kleine Riesenzelle mit central gelegenem Mikrocentrum. In diesem fünf deutliche durch eine Zwischensubstanz untereinander verbundene Centralkörper. Der sphärenartige Protoplasmahof zeigt eine radiäre Streifung ausgesprochener Art; ebenso ist in der Zellsubstanz eine Radiärfaserung deutlich. Vergr.: 2500.

Diese Centralkörper sind innerhalb des Mikrocentrums durch eine Zwischenmasse miteinander verbunden, welche meist recht gut sichtbar ist, und im günstigen Fall durch das Rubin der Präparate stark gefärbt erscheint (besonders in Fig. 1, 2 und 3). Diese Zwischenmasse entspricht ganz genau der Materie der „primären Centrodesmose“

[1]) Die Lage des Mikrocentrums bei Leukocyten mit mehr oder weniger stark polymorphem Kern ist aus Fig. 6 ersichtlich.

beim Leukocyten (siehe Fig. 9). Bei diesem konnte ich nachweisen, dass die Centralkörper gelegentlich ihrer Vermehrung sich nicht in vollständiger Weise von einander isoliren, sondern dass von dem Moment der Trennung der Tochterkörperchen an sich eine schwächer färbbare Masse zwischen sie einschiebt, die im Falle des Leukocyten gewöhnlich die Gestalt bestimmt geformter Bindebrücken annimmt. Eine solche Substanzbrücke nannte ich eine primäre Centrodesmose und zeigte, dass aus ihr gelegentlich der Mitose die Centralspindel (sekundäre Centrodesmose) hervorgeht. Hier bei meinem neuen Objekte zeigt die in Rede stehende Zwischenmasse der Centren keine bestimmte Form, vielmehr verhalten sich die Centralkörperchen zu derselben wie die Chromatinkügelchen Altmann's zu dem Linin, welches die Grundmasse der sogen. Chromatingerüste bildet. Ein ganz analoger Fall scheint nach den Beschreibungen von Lenhossék's bei den Spinalganglienzellen des Frosches vorzukommen. Auch dort ist eine Vielzahl von Centralkörpern vorhanden, die durch eine besondere Zwischenmasse in näherer Verknüpfung stehen [1]); diese hielt schon von Lenhossék für das Analogon der primären Centrodesmose beim Leukocyten. Solche Bindebrücken zwischen den Centralkörpern ruhender Zellen sind ausser mir auch von Flemming, K. W. Zimmermann, Prenant, Nicolas, Siedlecki, de Bruyne, Dehler gesehen worden. Bei den hier mitgegebenen Abbildungen von mehrkernigen Riesenzellen tritt die verbindende Grund- oder Zwischenmasse des Mikrocentrums mehrfach deutlich hervor, so in Fig. 1 bis 3. Besonders einleuchtend ist jedenfalls die Figur 2. Hier ist das Mikrocentrum dem Anscheine nach in Zerschnürung begriffen und die beiden Theilhälften hängen zur Zeit noch durch einen Strang zusammen, welcher der auseinandergezogenen Grundmasse des Mikrocentrums entspricht; in den Verbindungsstrang sind charakteristischer Weise mehrere Centralkörper eingesprengt.

Die Mikrocentren haben bei verschiedenen Riesenzellen eine verschiedene Form und Grösse. Im Allgemeinen ist ihr Umfang in kleineren Zellen geringer als in grösseren. In den grössten Riesenzellen haben wir entweder ein einfaches Mikrocentrum von bedeutendem Umfang oder an Stelle dessen mehrere kleinere. In den kleineren und kleinsten Zellen unserer Species fanden sich natürlich auch nur wenige Centralkörper, in den grössten Exemplaren dagegen mögen häufig 40—50 Stück vorhanden gewesen sein. Trotz aller Varianten der körperlichen Ausbildung, die an diesen Centren zu Tage treten, habe ich doch niemals wie bei den Riesenzellen des Knochenmarkes eine eigentlich so zu nennende „Centralkörperverstreuung" auf-

[1]) von Lenhossék (Nr. 23) beschreibt bei den Spinalganglienzellen des Frosches ein typisches Mikrocentrum; hinsichtlich der Terminologie schliesst sich jedoch der Autor näher an Boveri an (S. 359 f.).

gefunden, wie ausdrücklich hervorgehoben zu werden verdient (vergl. z. B. Fig. 16). Vielmehr waren hier die Centralkörpergruppen immer dicht geschlossene, eng umgrenzte Häufchen.

In den kleineren Zellen herrschen rundliche Mikrocentren vor (Fig. 1, 3, 8), welche eine Grösse von 2 : 3,5 μ erreichen können. In Zellen bedeutenderen Umfangs wird ihre Gestalt häufig unregelmässig und besonders sind sie gerne in einer Richtung stark verlängert, so dass sie dann im Ganzen als stäbchenförmige Gebilde erscheinen (Fig. 7). Namentlich in ovoiden Zellen trifft man Mikrocentren, die in der Richtung der langen Achse des Zellkörpers bandförmig ausgezogen sind. Die grösste Längenausdehnung solcher stäbchen- oder bandförmiger Mikrocentren maass ich in verschiedenen Fällen zu 4,5 μ, 6,3 μ, ja selbst zu 9 und 10 μ, während dabei allerdings die Breitenausdehnung immer gering ist und gewiss durchschnittlich nicht über 1 μ beträgt. Die Oberfläche solcher Stäbchen erschien natürlich in Folge der von Stelle zu Stelle hervorspringenden und bald mehr bald weniger sich häufenden Centralkörper unregelmässig. Die Stäbchen zeigten sich auch nicht immer völlig gerade, sondern waren mitunter geknickt, hakenförmig oder im rechten Winkel umgebogen (Fig. 4).

Figur 4.

Schöne, grosse Riesenzelle von 35 : 27 μ Durchmesser. Mikrocentrum krummstabähnlich, central gelegen. Kerne in peripherer Stellung, zum Theil degenerirt. Links oben mehrere grosse Vakuolen: Reste völlig zu Grunde gegangener Kerne. Zellsubstanz in körnigem Zerfall. Vergr. : 2500.

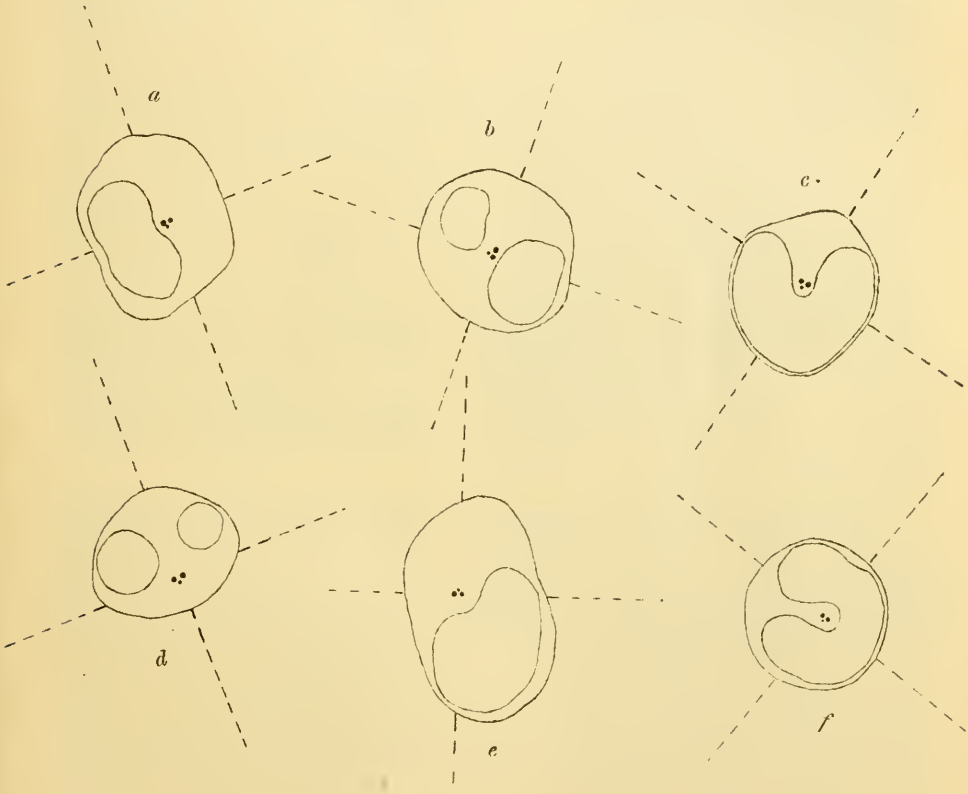
Der Fall, dass mehrere selbstständige Mikrocentren nebeneinander existiren, ist bei grossen Riesenzellen nicht selten. Wie es zur Ausbildung dieser mehrfachen Centren kommt, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die blossen histologischen Bilder nahmen sich mitunter so aus, als ob ein einfaches Mikrocentrum gerade eben im Begriff wäre, durch direkte Zerschnürung sich in mehrere Theilstücke zu zerlegen (Fig. 2). Doch ist es sehr wohl möglich, dass diese Formen der Mikrocentren die in Frage gestellte Bedeutung eben nicht haben und dass es sich auch in diesen Fällen um eigenthümliche stationäre, ruhende Zustände der Mikrocentren handelt. Ich habe mit Sicherheit

Figur 5.
Grosse Riesenzelle mit mehrfachen Mikrocentren. Im Präparate selbst imponirten die Centralkörper, welche nach rechts oben liegen als drei verschiedene Gruppen, welche indessen soeben durch Theilung entstanden zu sein schienen. Auch hier Beginn des cellulären Zerfalls; unten ein zu Grunde gegangener Kern. Vergrösserung: 2500.

bis zu acht vollständig voneinander isolirte Centren beobachten können. In diesen Fällen lagen die mehrfachen Centralkörperhäufchen in dem mittleren Gebiete des Zellleibes, so dass sie einen von Kernen freien centralen Binnenraum der Zelle gleichsam besetzt hielten (Fig. 5).

Ich will nun zunächst das Wenige mittheilen, was betreffs der Kerne dieser Zellen von Belang ist. Ihre Form und Grösse ist die bei gewöhnlichen Epithelkernen der Säuger uns gewohnte; sie sind demnach kuglig oder ovoid gestaltet und messen in verschiedenen Fällen 6 bis 7 bis 8, 5 zu 8, 7 zu 9 μ. Ihre Lage ist durchgehends eine periphere! Nichts wirkt beim Anblick dieser Zellen so nachhaltig auf den Beschauer, wie die durchaus gesetzmässige Lage von Mikrocentrum und Kernen. Auch ohne die Kenntniss meiner Schriften würde unzweifelhaft jeder nachdenkende Beobachter ein den Zellinhalt betreffendes Gesetz vermuthen, welches diese eigenthümliche Ordnung der Theile bedingt und für die Dauer erhält. Ich aber habe noch keine andre Zellenform gefunden, an welcher das Spannungsgesetz in so reiner Weise zum sichtbaren Ausdruck käme wie hier. Es ist, als ob die Natur diese Zellen gebildet hätte, um das Spannungs-

gesetz durch sie zu illustriren. Beim Leukocyten konnte die gesetzmässige Aufstellung von Mikrocentrum und Kern nur durch eine strenge Vergleichung vieler Einzelfälle erschlossen werden, und meine Ausführungen mussten damals an überzeugender Kraft verlieren, weil ein besonderes Nachdenken, eine besondere Berechnung dazu gehörte, um sich in die räumlichen Verhältnisse des Leukocyten hineindenken zu können. Damals wurde behauptet, dass das Spannungsgesetz die Tendenz verfolgt, einerseits das Centrum nach der Zellenmitte einzurücken, andrerseits die Kerne nach der Peripherie hinzutreiben. Wegen der relativen Grösse des Kerns beim Leukocyten kommt in-



Figur 6.

Leukocyten aus dem Kaninchenknochenmarke. Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Das Strichkreuz giebt die genaue Orientirung des Mikrocentrums an: die eine Linie des Kreuzes geht durch die beiden grösseren Centralkörper, die zweite Linie steht senkrecht zur ersten und geht durch das dritte Körperchen. Bei a, c, e und f ist die Papierebene als Symmetrieebene des Kerns zu betrachten und enthält zugleich die drei Centralkörper; bei b und d ist ein hufeisenförmiger Kern in seinen beiden Schenkeln quer durchschnitten worden. (Wiederholung der Fig. 28—33 aus Nr. 16.) Vergr.: 2500.

dessen die dem gegenseitigen Lagerungsverhältniss von Mikrocentrum und Kern innewohnende Gesetzmässigkeit meist nicht zum frappanten Ausdruck. Man sieht in den ganz gewöhnlichen Fällen einen kugligen, grossen Kern, der von einem relativ geringen Protoplasmamantel umgeben ist. Dass dieser einerseits am Kern dicker ist als andrerseits, wird man wohl gewahr, allein man bedarf einer besonderen Anstrengung, um die Lage der Dinge nicht vom Standpunkt des Kerns, sondern von dem des Zellleibes anzusehen und sich demgemäss herauszurechnen, dass der Kern im Zellenleibe „excentrisch", „peripher" gelegen ist. Desgleichen gewahrt man leicht die Lagerung des Mikrocentrums in der Tiefe des Protoplasmamantels dort, wo er am stärksten ist, ganz in der Nähe der Kernoberfläche; dass aber diese Nebeneinanderstellung von Mikrocentrum und Kern keine obligatorische, sondern nur eine indirekt vermittelte ist und auf der gegen die Zellenmitte hin gerichteten Bewegungstendenz des Mikrocentrums beruht, dies herauszufinden und sich gegenständlich zu machen, wenn man doch bei Tausenden von Zellen immer wieder Mikrocentrum und Kern vergesellschaftet findet, dazu gehört schon eine recht gründliche Durcharbeitung des Gegenstandes und die Fähigkeit, vom Alltäglichen abstrahiren zu können. Nur wenn beim Leukocyten der Kern von der Kugelform abweicht und polymorph wird, wird auch die Zellenmitte von ihm allmählich freigegeben, so dass dann die Centralkörpergruppe befähigt ist, den Ort ihrer natürlichen Ruhelage einzunehmen (vergl. Fig. 6); dann kann mitunter auch die Thatsache der peripheren Ausbreitung der Kernmasse bei der mikroskopischen Betrachtung stärker als sonst ins Auge fallen.

Ganz allein bei den Phagocyten (des Proteus) erhielt ich bisher so unmittelbar überzeugende Bilder wie hier von den Riesenzellen. Denn erst dann, wenn das Volumen der Kernmasse relativ gering und der Umfang des Zellleibes im Verhältniss hierzu recht gross ist, tritt die dem Spannungsgesetz entsprechende Ordnung der Theile mit unmittelbarer Deutlichkeit hervor. Dem Mikrocentrum stehen alsdann grosse Zellenterritorien zur Verfügung und doch stellt es sich allein in die Zellenmitte ein, und ebenso hätten die Kerne an sich einen weiten Spielraum für ihre Aufstellung, und doch liegen sie ausnahmslos der Zellenperipherie genähert. So bilden sie auf mittleren Durchschnitten durch grosse kuglige Riesenzellen häufig einen regelmässigen peripheren Kranz; schneidet man freilich tangential durch eine derartige Zelle, so zeigt der betreffende Schnitt die Kerne über die ganze Fläche hin zerstreut, dann wird man aber auch das Centrum vergeblich auf dem nämlichen Durchschnittt suchen.

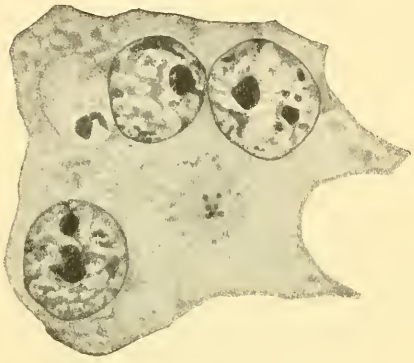
Die Kerne bergen in ihrem Inneren, wenn gut erhalten, ein ziemlich grobes, in Eisenhämatoxylin stark färbbares Gerüstwerk (z. B.

Fig. 2). Häufig liessen sich in den einzelnen Chromatinbalken die Altmann'schen Kügelchen unterscheiden. Bei den in Entartung begriffenen Zellen waren die Kerne alle oder zum Theil in Chromatolyse begriffen; ausserdem zeigten sich, dem Endergebniss der Kernauflösung entsprechend, garnicht selten grosse blasse Vakuolen, welche nichts anderes mehr als nur einige spärliche Reste der Kernsubstanz enthielten. Diese Vakuolen lagen ihrer Entstehung gemäss in der von den Kernen innegehaltenen Zone (z. B. Fig. 4 und 7). In eben dieser Region gewahrt man auch vielfach allerhand Detritusmassen eingestreut in die Grundsubstanz des Zellkörpers, offenbare Ueberreste total zerstörter Kerne. Diese Zerfallsprodukte bewirkten hier und dort, dass die Zellen unrein gefärbt erschienen und nicht gut für mikroskopische Untersuchungen brauchbar waren.

Figur 7.
Riesenzelle in voller Degeneration begriffen. Durchmesser 36 zu 22,5 μ; Länge des Mikrocentrum 10 μ. In der Peripherie eine grössere Anzahl von Vakuolen, welche Kernreste enthalten; Zellsubstanz in körnigem Zerfall. Vergr.: 2500.

Was die Zellsubstanz anlangt, so war sie bei den im Absterben begriffenen Exemplaren deutlich in körnigem Zerfall begriffen (z. B. Fig. 5 und 7), wobei die ursprüngliche Zellstruktur bald mehr, bald weniger deutlich sichtbar sein konnte. Von dieser liess sich an den besser erhaltenen oder noch intakten Zellexemplaren Folgendes ermitteln. Das Mikrocentrum lag in einem dunkler färbbaren Plasmahof, welcher als „Sphäre" angesprochen werden muss (z. B. 1, 2, 3 und 8). Nur sehr selten war innerhalb der Sphäre etwas von der radiärstrahligen Struktur zu sehen (Fig. 3); meist erschien sie undeutlich körnig. Die Abgrenzung des sphärenartigen Körpers nach aussen hin war in meinen Präparaten nie eine besonders scharfe, doch waren Andeutungen der van Beneden'schen Körnerlage hier und dort zu sehen (Fig. 8). Nur bei ganz kleinen, einkernigen plasmareichen Zellen, von denen vielleicht die Entwicklung der Riesenzellen ihren Ausgang nahm, konnte ich in seltenen Fällen eine wirklich scharf umgrenzte, von einem van

Beneden'schen Mikrosomenstratum eingefasste Sphäre wahrnehmen [1]). Ausserhalb der Sphäre zeigte sich die Zellsubstanz bei gut erhaltenen Exemplaren deutlich radiär gebaut und zwar erschien besten Falls die gesammte Zellsubstanz gegen die Sphäre hin centrirt. Bei solchen Zellen war der innere Aufbau genau analog dem des Leukocyten. Es fanden sich feine Mitomfäden, welche aus abwechselnd hell und dunkel gefärbten Gliedern sich zusammensetzten, und diese waren deutlich von



Figur 8.
Kleinere Riesenzelle mit Sphäre und Andeutung der van Beneden'schen Körnerlage. Rechter Hand am Zellkörper ein von einem Leukocyten herrührender halbkugliger Eindruck. Zellsubstanz in körnigem Zerfall begriffen. Vergr.: 2500.

der äussersten Zellperipherie her bis gegen die Sphäre verfolgbar. Da ich keine Zelle gefunden habe, welche die radiäre Struktur im ganzen Umkreise mit voller Deutlichkeit zeigte, so habe ich hierfür eine besondere Abbildung nicht gegeben. Es ist schon bei einem so kleinen Objekte wie dem Leukocyten schwierig solche Individuen aufzufinden, welche die Strahlung einigermaassen gleichmässig nach allen Raumesrichtungen hin erkennen lassen und umsomehr ist dies hier der Fall, wo der Gesammtbereich des Zellenterritoriums so umfangreich ist. Auch bei Zellen, welche schon im Beginn der Entartung standen, war doch noch häufig die centrirte Struktur in Ueberresten zu erkennen (Fig. 1—3). Dann treten allerdings die Mitomfäden meist nicht mehr als solche hervor, sondern es fanden sich radiäre Strangwerke vor, die nicht sehr regelmässig geartet waren und wahrscheinlich durch Verklebung der Mitomfäden (durch „Verbündelung") entstanden zu denken sind.

Aus allem diesem geht wenigstens soviel mit vollendeter Sicherheit hervor, dass auch bei diesen Riesenzellen pathologischer Natur dem Spannungsgesetz eine Strukturform zu Grunde liegt, welche der beim Leukocyten beobachteten durchaus analog ist. Nach diesen Erfahrungen wäre es angezeigt, andere plasmareiche pathologische Zell-

[1]) Die Darstellung der van Beneden'schen Mikrosomen, welche den Grenzkontour der Sphäre bedingen, ist immer recht schwierig. Trotzdem man sie nur selten zu Gesicht bekommt, scheinen sie doch in sehr vielen Fällen vorhanden zu sein. Neuerdings sah ich sie sehr schön an den Sphären der Mesenchymzellen junger Entenembryonen.

formen, möglichst solche, welche dem Mesoderm entstammen, also vielleicht Sarkomzellen auf ihre feinere Struktur genauer zu untersuchen; dies wäre gewiss ein dankbares Gebiet für die cellular-histologische Forschung.

Allgemeines über Centralkörper.

Wenn ich mir in nachfolgenden Zeilen einige Bemerkungen zur Centralkörperfrage erlaube, so habe ich für diesmal nicht die Absicht, das ganze Thema ausführlich abzuhandeln. Mein specieller Wunsch geht vielmehr darauf hinaus, mich mit Boveri (Nr. 2) auseinanderzusetzen und die Hindernisse, die dieser Forscher der von mir ausgearbeiteten Lehre in den Weg gelegt hat, möglichst fortzuräumen.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Entwicklung der Lehre von den Centralgebilden der Zelle in gutem Fortgang begriffen ist. Manche noch vor Kurzem im Schwang befindliche falsche Anschauung hat inzwischen an Boden verloren, und die übereinstimmenden Funde haben sich sichtlich an Zahl vermehrt. So ziemlich verschollen, Dank meinem scharfen Widerspruch, ist die Ansicht, wonach das körperliche Centrum der Zelle „zum Kern" gehört oder aus seinem Innern sich herleitet. Der neuerdings von mir und Th. Cohn (Nr. 19) erbrachte Nachweis, dass bei sämmtlichen Zellen des jungen Embryos die Centralkörper ausserhalb des Kerns in der Zellsubstanz gelagert sind, dürfte in dieser Beziehung viel Ueberzeugendes haben.

Ferner hat die von O. Hertwig aufgestellte Behauptung, dass die Centralkörper etwas mit den Nukleolen zu thun haben, ihre letzte Stütze verloren, nachdem Guignard und Humphrey die angeblich beweisenden Funde Karsten's einer gerechten und einschneidenden Kritik unterzogen haben.

Was die Eigenschaften der Centralkörpermaterie anlangt, so dürfte sich je länger, je mehr entsprechend meinen Ausführungen die Ansicht festsetzen, dass sie specifischer Natur sei (Näheres in Nr. 16, S. 656 ff.). Merkwürdig, dass diese Aufstellung noch Widerspruch findet, da es doch so leicht ist alle möglichen Zellbestandtheile stark zu tingiren, während es besonderer Mittel bedarf, die Centralkörper färberisch genügend hervorzuheben. Diese Thatsache allein, dass die Centralkörpermaterie unserer Technik einen exceptionellen Widerstand entgegensetzt, dürfte mit der Zeit im Sinne meiner Anschauung überzeugend wirken.

Auch die Hypothese der Ubiquität der Centralkörper hat sich ihrer endlichen Verifikation sichtlich genähert (siehe auch in Nr. 19). Es sind nicht allein eine Reihe einzelner, zum Theil bedeutender Centralkörperfunde gemacht worden, wie z. B. die Entdeckung der Centren in Ganglienzellen (von Lenhossék, Bühler, Dehler, von Kölliker,

Mc. Clure), sondern in dem Nachweis der Konstanz der Centralkörper in den Zellen aller Arten beim jugendlichen Vogelembryo (M. Heidenhain und Th. Cohn) haben wir auch einen ansehnlichen Fortschritt von allgemeiner Bedeutung zu verzeichnen. Selbst die Richtungsspindeln, die nach Boveri's Meinung ja keine Centralkörper an ihren Polen zeigen sollten, erweisen sich nicht mehr als gänzlich spröde Objekte, da zu den alten Beobachtungen von Fol und Platner eine ansehnliche Reihe positiver neuer Daten hinzugetreten ist (Conklin; Wheeler—Myzostoma; Wilson und Mathews—Asterias; Mead—Chaetopterus; vom Rath—Copepoden; von Kostanecki—Physa; Haecker, Lebrun, Sala—Ascaris; R. von Erlanger—Tardigraden [1]). Diese kleine Reihe von positiven Funden ist mir lieber als die grosse Summe „negativer Daten", die von vielen anderen Seiten her in der Literatur niedergelegt worden sind.

Bezüglich des Verhaltens der Centralkörper im Einzelnen sind eine grosse Reihe übereinstimmender Daten zu Tage gekommen, da die meisten Autoren jetzt mit dem Eisenhämatoxylin arbeiten und bei der gleichen Methode auch die gleichen Resultate erhalten (z. B. Reinke, von Kostanecki, von Siedlecki, Meves, von Lenhossék, Bühler, Dehler, Wheeler, Mead, Gulland, Spuler). Obwohl ich für meinen Theil hiermit zufrieden sein könnte, so will ich

---

[1]) Die von Sala an den breiten Polen der Richtungsspindel bei Ascaris abgebildeten Körnchen halte ich nicht für Centralkörper. Ganz analoge Bilder erhielt ich an den Spindeln rother Blutkörperchen beim Entenembryo. Hier erscheint die Spindel an den Polen wie quer abgestutzt; ihre Fasern konvergiren zwar nach diesen breiten Endflächen, sie lassen sich aber über diese hinaus nicht weiter verfolgen und enden anscheinend an eben jener Stelle mit knöpfchenartigen Anschwellungen. Das hier sehr grosse Mikrocentrum liegt nun ganz genau dort, wo die Spindelfasern in ihrer idealen Verlängerung sich schneiden würden, und schwebt somit das Centrum hier anscheinend frei über den abgeflachten Polen. Bei sehr starken Tinktionen gewahrt man, dass die Spindel sich doch wohl bis zu dem Mikrocentrum hin verlängert, denn ihre Fortsetzung erscheint nun unter der Form eines allerdings sehr schwachen Schattens. Merkwürdig ist dabei, dass die Spindel im Uebrigen gerade eine ganze Anzahl besonders derber Fibrillen — hier wahrscheinlich Spindelmantelfasern — aufweist. Bei einer Vergleichung recht vieler Spindelfiguren und bei geschärfter Aufmerksamkeit gewahrt man auch, dass eigentlich wohl gar keine quere Abstutzung der Spindelpole vorliegt, sondern dass die betreffende Grenzlinie um ein Geringes gegen den Spindelkörper hin eingebogen ist, so dass sie in Wahrheit besser als zur Oberfläche des Mikrocentrums koncentrisch verlaufend angesehen wird. Die an dem koncentrischen Bogen, an den scheinbaren Enden der Spindelfasern vorfindlichen Knöpfchen halte ich in Sala's und in meinem Falle für Analoga der van Beneden'schen Körner, und sie würden demnach den Grenzkontour der Sphäre bezeichnen. Das wahre Mikrocentrum wird sich meiner Meinung nach auch bei Ascaris in einiger Entfernung über den abgeflachten Enden der Spindel finden. — Auch die Angaben von Häcker und Lebrun betreffs Ascaris sind vorläufig nicht überzeugend.

doch nicht unterlassen darauf hinzuweisen, dass die Einseitigkeit dieser Technik doch Gefahren in sich birgt. Es sollte jeder Forscher, der sich mit den cellulären Centren abgiebt, mehrere Methoden nebeneinander brauchen, wie ich dies selbst in weitem Umfange gethan habe. Wie nicht alles Gold ist, was glänzt, so ist auch nicht alles ein Centralkörper, was sich beim Gebrauch des Eisenhämatoxylins, selbst bei einer vorsichtigen Technik, schwärzt. Namentlich für denjenigen, der noch nicht viele praktische Einzelkenntnisse besitzt, wird die Uebereinstimmung mehrerer Methoden von grösstem Werthe sein.

Ist also auf dem Gebiet der Centralkörperlehre in den letzten Jahren ein entschiedener Fortschritt zu verzeichnen gewesen, insofern die Uebereinstimmungen sich zu mehren beginnen, so giebt es doch noch eine ganze Reihe von Autoren, deren Ansichten nicht blos hinsichtlich der Einzelheiten, sondern auch in den allgemeinsten Fragen von der bereits hergebrachten Anschauungsweise des wissenschaftlichen Publikums sehr erheblich abweichen. Ich möchte hier auf die Arbeiten Farmer's (Nr. 11 und 12) besonders hinweisen. In einer ersten Abhandlung (Nr. 11), welche die Zellentheilung in den Pollenkörnern verschiedener Liliumarten betrifft, äussert sich der Verfasser folgendermaassen S. 60 f.: „Die Spindel endigt gewöhnlich, aber nicht immer, sehr nahe unter der Zellwand . . . Ich erwähnte, dass Körnchen an dem Scheitel der konvergirenden Fasern liegen, aber es sind auch andere Körnchen vorhanden, die ganz ähnlich sind, aber zu den Spindelfasern in keiner solchen Beziehung stehen, obwohl es nicht selten ist, dass ein Faserbündel den Hauptverlauf der Fasern verlässt und nach einigen der ausserhalb liegenden Körnchen konvergirt . . . Die Körnchen sind oft durch Protoplasmafäden miteinander verbunden, und dies ist namentlich bei den nahe den Enden der Spindel gebildeten der Fall, wo sie gewöhnlich ausserdem durch Protoplasmafäden netzartig mit dem am meisten nach aussen liegenden Zellprotoplasma verknüpft sind." „Keines dieser Körnchen betrachte ich als ein Centrosom, und ich meine, es hiesse den Thatsachen Gewalt anthun, wenn man auch nur die, welche mit der Spindel in Beziehung stehen, als zusammen ein „Mikrocentrum" (in Heidenhain's Sinn) bildend, betrachten wollte . . . Nie sah ich in diesen Zellen eine Erscheinung, die auf das Vorhandensein eines Centrosoms schliessen liesse". [1]) Hier

[1]) In seiner zweiten, übrigens sehr dankenswerthen und interessanten Abhandlung über die Theilung in den Pollenkörnern der Hepaticae (Nr. 12, S. 507) sagt Farmer: „Furthermore the appearance of centrosomes in these cells, wherever they can be best made out, is not of such a character as to inspire confidence in their claims to individuality. They vary both in size and in number, even within the same cell, and this irregularity they share in common with animal centrosomes, as for example in the tissues investigated by F. Reinke and by Heidenhain. But if they mark mere nodal points, as it were are granules which have been pushed or

haben wir eine ähnliche Erklärung wie bei Bolles Lee (Nr. 1 S. 249): „Je n'ai observé sur les fuseaux des spermatocytes des Helix aucun corpuscule polaire, et je n'ai observé dans leur cytoplasme aucun centrosome."

Ich kann nicht sagen, dass derlei Schilderungen auf mich irgend einen Eindruck hinterliessen, denn für den Unbefangenen ist die nächstliegende Annahme die, dass die betreffenden Herren nicht gewandt genug waren, um die Centralkörper färben zu können. Ich glaube, dass hier also eigentlich keine materiellen Differenzen vorliegen, sondern dass es da einige technische Fragen giebt, die noch ihrer Erledigung harren. Es wäre wenigstens ein Novum atque Inauditum, wenn irgend welche Geschlechtszellen oder gewöhnliche Spindelfiguren der Centralkörper entbehren sollten. Wenn die Autoren, die auf Grund solcher Fehlresultate positive Schlüsse ziehen, sich gewöhnen wollten in jedem Fall Kontrollpräparate von Objekten zu machen, deren Centralkörper sich leicht färben, so würden sie gewiss die Erfahrung machen, dass bei der von ihnen eingehaltenen Technik auch in den Kontrollpräparaten keine Centralkörper gefärbt wurden. Zwischen den beiden citirten Autoren ist aber ein Unterschied noch insofern vorhanden, als Farmer wahrscheinlich schwierige Objekte vor sich hatte, während man dies bei Bolles Lee wohl nicht wird sagen können. Soweit ich aus den Beschreibungen und Abbildungen Farmer's entnehmen kann, hat der Autor vielleicht hier und dort die Centralkörper gefärbt, daneben aber auch andre mir sehr wohl bekannte Körnchen, welche in der Nähe des Spindelpols vorkommen und namentlich nach gewissen Konservirungen in Eisenhämotoxylin sich ähnlich färben wie Centralkörper und so zur Verwechslung Anlass geben können. Lege ich einen Salamanderdarm in Sublimat ein, dem eine gewisse Quantität Osmiumsäure zugesetzt ist, und färbe ich dann mit Eisenhämatoxylin, so bekomme ich häufig um die Microcentren der mitotischen Figuren herum eine ganze Herde von geschwärzten „Tra-

---

drawn into a position of stable equilibrium in the centre of those forces of which the radiations may not unreasonably be regarded as the optical expression, there seem to be no grounds for expecting them to exhibit uniformity, either in size, number, or texture. In all of these respects we do, as a matter of fact, find differences and variations, both in animals and in plants." Ich habe hierzu nur zu bemerken, dass sich gegen die morphologische Individualität der Zellenkerne wohl Niemand erheben wird und auch diese sind — „as a matter of fact" — sehr verschieden „in size, number or texture". Bei einem derartig verfehlten Raisonnement dürfte Farmer im Sinne seiner Ausführungen kaum etwas fördern. Ich will übrigens gleich hinzufügen, dass meiner Meinung nach nur die Centralkörper morphologische Individuen im engeren Sinne vorstellen, während die Mikrocentren eher als physikalische Individuen zu bezeichnen wären.

banten"; habe ich dagegen eine reine Sublimatkonservirung, so bleibt auch nicht die Spur von diesen Körperchen gefärbt, während die Mikrocentren scharf und klar hervortreten. Diese Trabanten der mitotischen Centren sind mir schon 1891 an Präparaten aus Biondi'scher Lösung aufgefallen. Ihre Bedeutung ist mir immer dunkel geblieben; einige mögen vielleicht wirkliche sekundäre Centren im Sinne Reinke's sein, andere sind es gewiss nicht.

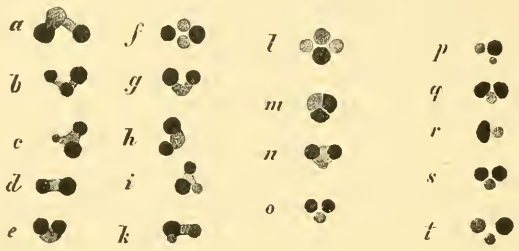
Mit diesen Besprechungen wollte ich das Augenmerk des Lesers darauf hinlenken, dass die rein technischen Fragen noch immer eine Hauptrolle spielen und dass die mannigfachen Differenzen der Autoren auf diesem Gebiete sich grösstentheils darauf zurückführen, dass in der technischen Behandlung etwas verfehlt wurde. Aus diesem Grunde habe ich letzthin die Art und Weise, wie ich selber die Centralkörperfärbung betreibe, noch einmal ausführlich besprochen, damit in Zukunft mehr Einhelligkeit erzielt werde (Nr. 18).

Wenn Watasé und Andere die Centralkörper von den gewöhnlichen Cytomikrosomen ableiten wollen, so zeigt sich ein offenbarer Mangel der technischen Durcharbeitung des Gegenstandes, denn die Centralkörper können, wie ich ganz bestimmt hervorhebe, auf färberischem Wege jederzeit in genügender Weise von den Cytomikrosomen unterschieden werden. Hierzu genügt unter Umständen schon eine einzelne Farbenreaktion [1]), sicher aber führt die Beobachtung des Verhaltens der Centralkörper gegenüber einer grösseren Reihe verschiedenartiger Farbstoffe zum Ziele. — Wenn Rückert (Nr. 33) nicht übel Lust hat absonderliche Klumpen von Zellsubstanz als „Centrosomen" gelten zu lassen, so ist dies ein Fehler der Technik und der Autor nimmt faute de mieux als „Centrosom" was sich ihm gerade eben bietet. Wenn ferner Brauer bei Artemia salina „Centrosomen" findet, welche wie kleine Kerne aussehen und K. W. Zimmermann bei den Chromatophoren der Fische gar an Stelle eines Mikrocentrums uns ein „Centralnetz" von wechselnder Grösse und Gestalt vorführt, so ist in beiden Fällen das Farbmittel, das Aluminium-Hämatoxylin, schuld, durch welches notorisch überhaupt keine Centren gefärbt werden. Das Gleiche kann man mit fast demselben Rechte von dem Borax-Karmin, dem Mittel der klassischen Ascaris-Arbeit Boveri's sagen.

---

[1]) Man erhält z. B. eine schwarze Färbung der Centralkörper neben einer rosenrothen der Cytomikrosomen, wenn man mit Ehrlich'schem Triacid überfärbt und dann über 12—24 Stunden in neutralem absolutem Alkohol extrahirt. (Schon erwähnt in Nr. 16, S. 659.) Diese Färbung erweist zugleich die specifische Natur der Centralkörpermaterie; sie hält sich ca. ein Jahr lang ziemlich unverändert, dann geht sie zu Grunde. Derartige Präparate habe ich früher mehrfach an auswärtige Forscher verschickt, z. B. an Waldeyer, Ehrlich, Nicolas.

Auch die Eisenhämatoxylin-Methode hat nicht in allen Händen übereinstimmende Resultate geliefert. So haben Boveri und Wilson beim Seeigelei Fehlresultate gehabt. Wilson, der seine Beobachtungen



Figur 9.

Verschiedene gewöhnliche und ungewöhnliche Formen von Mikrocentren der Kaninchen-Leukocyten (wiederholt aus den „Neuen Untersuchungen" etc.). o, s und t gewöhnliche Formen zu drei Centralkörpern, f und l eben solche zu vier Centralkörpern. In a, b, c, d und h, i, k gute Beispiele für die primäre Centrodesmose. In c, i und k ist das keinste Centralkörperchen als soeben neu entstanden zu denken; es liegt dem grösseren der beiden anderen Centralkörper näher und ist aus diesem durch Knospung hervorgegangen. Bei e, g und h läuft die primäre Centrodesmose offenbar darum nicht in direkter Linie von einem zum andern Centralkörper, sondern excentrisch, im Bogen, weil in ihr ein drittes nicht sichtbar gewordenes Centralkörperchen eingeschlossen liegt. (Die vollständige Erläuterung siehe in Nr. 16, S. 736 ff. Die Figuren sind nach der Natur freihändig in riesiger Vergrösserung nachgezeichnet.)

übrigens im Ganzen sehr richtig beurtheilt, wird, da ihm die Färbung der Centralkörper nur ausnahmsweise gelingt, nothwendig dazu geführt anzunehmen, dass diese gelegentlich jeder Mitose de novo entstehen. Angesichts der positiven Befunde, welche andere Autoren seither an demselben Objekte hatten, ist es nicht nöthig, hierauf näher einzugehen. — Der Kuriosität halber mag dann schliesslich noch erwähnt werden, dass trotz der Anwendung des Eisenhämatoxylin-Verfahrens R. von Erlanger betreffs der Centralkörper und der primären Centrodesmosen (vergl. Fig. 9) zu einer ganz anderen Anschauung als die übrigen Autoren gelangt ist; er erklärt die ersteren für Wabenknoten, die letzteren für Wabenkanten! Ich meinerseits konnte schlechterdings niemals etwas von jenen Waben bemerken, als deren zugehörige Knoten die Centralkörper anzusehen wären.

Die Centralgebilde der Zellen bestehen, soweit gesicherte Kenntnisse reichen, überall und zu jeder Zeit aus den Centralkörpern. Diese selbst haben an allen Orten genau die nämliche Beschaffenheit, wie ich sie für den Leukocyten so ausführlich geschildert habe. Es giebt nach meinen gewiss reichhaltigen Erfahrungen nur eine Form von Centralkörpern, welche in verschiedenartiger Zahl und Gruppirung zu dynamischen Einheiten höherer Ordnung zusammentretend die verschiedenartigen Formen der Mikrocentren ausmachen.

Von neueren eigenen Resultaten möchte ich hier noch einmal erwähnen, dass sämmtliche Zellen junger Vogelembryonen, welche etwa bis zum vierten Tage genauer untersucht wurden (Hühner- und Entenembryonen), die Mikrocentren und in diesen typische Centralkörper zeigten (Genaueres in Nr. 19; vergl. dort vor Allem die Abbildungen). Dieser reiche Fund ist besonders auch wegen der wiederum hervortretenden enormen Gleichförmigkeit der Erscheinungsweise der Centralkörper bemerkenswerth. Ich habe ja nun allerdings nur Wirbelthiere untersucht, und insofern ist der Bereich meiner persönlichen Anschauung beschränkt, allein ich habe mit der Zeit eine geradezu ungeheure Menge von cellulären Centren an den verschiedensten Objekten beim erwachsenen Geschöpf, bei Larvenformen und beim Embryo, während der Zellenruhe und während jeder Phase der Zellentheilung gesehen und immer fand ich die Mikrocentren bestehend aus den von Flemming und mir sog. Centralkörpern, mit der Maassgabe jedoch, dass das ganze Mikrocentrum gelegentlich nur durch einen einzigen Centralkörper repräsentirt wird, wie dies besonders an den Spitzen der mitotischen Spindeln in den frühen Stadien häufig zu sehen ist. Für die Wirbellosen zeigen die Untersuchungen anderer Autoren (Wheeler, Mead, Reinke, von Kostanecki), dass dort die Centren sich genau so verhalten wie bei allen Wirbelthieren.

Einige Autoren, wie z. B. Boveri, behaupten, dass es celluläre Centralgebilde, „Centrosomen", von bedeutender Grösse giebt, welche mitunter eine netzförmige Struktur zeigen. Solche Darstellungen beruhen auf Verwechslungen der wirklichen Centren mit anderen Dingen. Die letzten Angaben dieser Art bei Boveri beziehen sich auf das Seeigelei. Allein aus den Untersuchungen von Fol, Wilson, Reinke, von Kostanecki, Field, vom Rath und Hill geht unwiderleglich hervor, dass Boveri die Sphäre für ein „Centrosoma" genommen hat, da er die wahren Centralgebilde in den betreffenden Befruchtungsstadien überhaupt nicht zu Gesichte bekam. Für das frühere Objekt dieses Autors, für das Ascarisei, hat jetzt von Kostanecki auf dem Berliner Anatomenkongresse (1896) an wundervollen Präparaten gezeigt, dass auch dort keine anderen

Dinge als eben die durch Eisenhämatoxylin färbbaren Centralkörper im Mittelpunkt der Strahlungen vorkommen. Boveri's Darstellung, wonach das „Centrosoma" im Beginne der Mitose ein sehr kleines Körnchen sein soll, welches in den Prophasen riesig wächst, um schliesslich wieder zu einer geringen Grösse zurückzukehren, beruht auf einer ganzen Serie genauer nicht aufzulösender Irrthümer. Nie habe ich bezweifelt, dass die Centralkörper während der Mitose wachsen können, sie wachsen aber nicht ausschliesslich während der Prophasen und können ebenso auch während der Zellenruhe wachsen, wovon ich mich durch eine peinlich genaue Untersuchung überzeugt habe. Ausserdem wächst ein solches Körperchen nicht plötzlich bis zu dem von Boveri gezeichneten riesigen Umfange heran: nie habe ich dergleichen gesehen, obwohl ich den Turnus der Centralkörper im Ablauf der Mitose mehrfach bei verschiedenen Objekten kontrollirt habe. Hier finden eben bei Boveri jene Verwechslungen zwischen Sphären und cellulären Centren statt, von denen oben die Rede war.

Wenn Boveri behauptet in Betreff der Constitution der Centralgebilde des Zellkörpers herrsche die grösste Unsicherheit, so ist dies eben vorzüglich bei Boveri selbst der Fall, wie aus seinen Berichten über das Verhalten der „Centrosomen„ während der Mitose hervorgeht. Diese Unsicherheit beruht natürlich bei Boveri auf einer Unsicherheit in der Technik. Wie die Elemente des Chromatins drehrunde kleine Kügelchen sind (Altmann'sche Granula), die über eine bestimmte Grösse nicht hinausgehen, so sind auch die Elemente der cellulären Centren drehrunde, kleine Kugeln, die über die ganz bestimmte Grösse von 0,5 μ der Regel nach nicht hinauswachsen. Diese Kügelchen sind die Centralkörper. Die bei der Detailuntersuchung häufig bemerkbaren Abweichungen von der Kugelgestalt sind von untergeordneter Bedeutung, umsomehr, als in den meisten Fällen der Antheil der Technik an der Gestaltsveränderung nicht auszumachen ist.

Es ist gänzlich irrthümlich zu glauben oder auch nur zu vermuthen, dass die Centralkörper eventuell wiederum Aggregate noch kleinerer morphologischer Gebilde sein könnten, und dass eine verbesserte histologische Technik in Zukunft vielleicht erlauben würde, ihre weitere histologische Zusammensetzung zu erweisen (vergl. Boveri No. 2 S. 59; ähnlich auch von Lenhossek Nr. 23 S. 360). Vielmehr haben wir in den Centralkörpern, welche ganz gewiss auch zuweilen solitär als Mikrocentren auftreten können, wahre histologische, morphologisch nicht mehr theilbare Einheiten. Dies geht nicht nur aus ihrer drehrunden Form, ihrer Homogeneität, ihrer in bestimmte, enge Grenzen fallenden Grösse und ferner aus ihrer vollkommenen Analogie mit ähnlichen histologischen Einheiten, wie

den Chromatinkügelchen Altmann's, hervor, sondern es wird dies auch ganz speciell noch durch den eigenthümlichen Entstehungsmodus, durch die merkwürdige Art, wie ein Centralkörper am anderen hervorknospt, erwiesen; denn da sehen wir, wie ein solcher Centralkörper allmählich aus einem unbestimmbar kleinen Anfange hervorwächst bis er bei der gerade eben noch in ungefährer Weise abschätzbaren Grösse von etwa 0.2 μ durch Abtrennung vom Mutterkörper eine isolirte Existenz gewinnt. [1])

Alle Vermuthungen helfen also nicht über das hinaus, was bis heute de facto zu Recht besteht, und wenn Boveri findet, dass die mikroskopische Bestimmung des Centralkörpers als eines morphologisch nicht mehr zusammengesetzten Individuums „überhaupt die unglücklichste ist, die sich finden lässt", so habe ich nur zu erwidern, dass es dem Gebrauche der Wissenschaft widerspricht, willkürlich herausgeklügelte Möglichkeiten zur Basis einer abfälligen Kritik zu machen, wenn die positive Forschung auf Grund einhelliger Uebereinstimmung tausendfältiger Beobachtungen ein sicheres, eindeutiges Ergebniss bereits geliefert hat. Merkwürdig ist die Art, wie Niessing (Nr. 26, S. 152) die von Boveri aufgeworfene Frage zur These erhebt: „Man wird unwillkürlich dahin geführt sie (— die Centralkörper —) als Körperchen zu betrachten, welche aus einer grossen Anzahl feinster Körnchen bestehen" . . . .

Ich halte somit Alles in Allem die histologische und physiologische Charakteristik der Centralkörper, wie ich sie in früheren Jahren entworfen habe, nach meinen neueren Studien vollkommen aufrecht (Nr. 16; S. 637):

„Centralkörper sind scharf umgrenzte, solide (durch Eisenhämatoxylin unter Umständen specifisch färbbare) Granula von sehr geringer Grösse. Sie besitzen die Fähigkeit zu assimiliren, zu wachsen und sich durch Knospung zu vermehren. Sie zeigen in hohem Maasse die Neigung Gruppen zu bilden, wobei sie innerhalb der Gruppe durch eine bei Gelegenheit ihrer Vermehrung zwischen ihnen sich ausspinnende Substanz an einander gekettet sind. Sie können entweder für sich allein oder als Gruppe vereinigt die Ursprungspunkte für die Fäden eines centrirten Systems abgeben." [2])

---

[1]) Dies sind wahrscheinlich die kleinsten mikroskopischen Körperchen bestimmter Bedeutung, die jemals wahrgenommen wurden.

[2]) Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, dass Flemming (Bonnet u. Merkel, Ergebnisse, Bd. 4, S. 388) diesen Passus zum Abdruck gebracht, aber versehentlich statt „unter Umständen" — „unter allen Umständen" in Eisenhämatoxylin färbbar — gesetzt hat. Dies möchte ich heute noch nicht vertreten.

Uebrigens möchte ich hinzufügen, dass, soviel mir bekannt, alle anatomischen Autoren betreffs der Centralkörper so ziemlich die nämliche Meinung zu haben scheinen; wenigstens sind mir bedeutende Differenzen zwischen den anatomischen Schriftstellern nicht aufgestossen. Die zur Zeit herrschende Polemik bewegt sich wesentlich zwischen dem Lager der Anatomen auf der einen und dem der Zoologen auf der anderen Seite, kraft des Einflusses, den Flemming dort, Boveri hier hatte.

Was das „Mikrocentrum" im Gegensatz zu den „Centralkörpern" anlangt, so möchte ich hier erwähnen, dass dieser Ausdruck von vornherein den Charakter eines Sammelbegriffs hatte. Die verschiedenen Formen der cellulären Centren, gleichviel, welche Beschaffenheit sie im Einzelnen aufweisen, wurden Mikrocentren genannt. Seiner allgemeinen Anwendungsweise nach war der Begriff ein physiologischer, sofern nämlich unter dem Mikrocentrum ein morphologisches Gebilde gedacht wurde, welches die centrale Grundlage eines in sich einheitlichen Radiärsystems bildet und somit in einer bestimmt zu bezeichnenden physiologischen Wechselbeziehung zur Zellsubstanz steht. Wenn also der in Rede stehende Begriff in dieser allgemeinen Fassung gebraucht und auf eine bestimmte Gruppe von Centralkörpern in Anwendung gebracht wurde, so erläuterte der Begriff implicite die dynamischen Beziehungen, welche zwischen einer solchen Gruppe von Centralkörpern und der Zellsubstanz möglich sein können. Das Wort Mikrocentrum fasste also seiner allgemeinen Bedeutung nach das körperliche Centrum der Zelle nur im Hinblick auf das Ganze des Zellkörpers näher ins Auge. In dieser Bedeutung konnte unter Umständen auch ein einzelner Centralkörper ein Mikrocentrum genannt werden, sofern dieser nämlich für sich allein die Grundlage eines centrirten Systems bildete. Ob ein einzelner Centralkörper als Mikrocentrum vorliegt, darüber entscheidet einfacher Weise die mikrometrische Ausmessung: wenn das Centrum 0,5 μ oder weniger misst, so ist sicher nur ein Centralkörper vorhanden.

Wenn dagegen der Ausdruck Mikrocentrum nicht in der bisher besprochenen allgemeinen Bedeutung, sondern sensu strictiori in speciell histologischem Sinne gebraucht wurde, so wurde darunter eine Mehrzahl von Centralkörpern verstanden, welche sich in Folge der Gegenwart bestimmter sie verbindender Substanzbrücken als zu einer höheren Einheit verbunden darstellten, wie dies immer bei ruhenden Zellen der Fall zu sein scheint. In seiner speciellen histologischen Anwendungsweise enthielt also das Wort Mikrocentrum zugleich einen Hinweis auf die innere Struktur, auf die innere Gliederung des betreffenden Centralgebildes, von dem gerade die Rede war.

Ich möchte nun darauf aufmerksam machen, dass man gewiss sich nicht daran stossen darf, dass das Wort Mikrocentrum eine bestimmte physiologische und morphologische Bedeutung zugleich hat. Alle Organbezeichnungen sollten physiologischer Natur sein. Wenn man von einer Niere spricht, so wird ein solches Organ gleichviel welche Struktur haben können, wenn es nur bestimmt ist, die Produkte des regressiven Stoffwechsels auszuscheiden. Daneben wird dieser Name im speciellen Gebrauch der systematischen Anatomie und Zoologie immer ein tubulöses Drüsenorgan bedeuten, obwohl trotz dessen nicht gesagt ist, dass die Nierenzellen sich unter allen Umständen immer in Form von Röhren zusammenordnen müssen. Unter dem Gesichtspunkte der Physiologie nach Rücksichten der cellularen Mechanik beurtheilt bildet das Mikrocentrum eine dynamische Einheit, sofern eine gewisse Summe contraktiler Fäden durch das Centrum zu einem systematischen centrirten Verbande zusammengefasst werden, eine Anordnung, auf Grund deren eine bestimmte gesetzmässige Wirkungsweise des grössten Theiles der kontraktilen Zellsubstanz ermöglicht wird. Im Gegensatz zu dieser festen dynamischen Einheit ist die Organeinheit des Mikrocentrums bei ruhenden Zellen, wo stets mehrere Centralkörper vorhanden sind, eine geringe, da die Centralkörper nur durch die primären Centrodesmosen aneinander gekettet werden. (Dies gegenüber Boveri's Vermuthungen auf S. 64 f in Nr. 2). Diese verbindende Zwischenmasse der Centren war bisher schwer darstellbar und entgeht häufig der Beobachtung. Es muss aber besonders hervorgehoben werden, dass an den plurikorpuskulären Mikrocentren im Uebrigen jede Spur anderer Vorrichtungen fehlt, durch welche die Organeinheit solcher Centralkörpergruppen in noch festerer Weise begründet werden könnte. Gerade auf diesen Punkt habe ich von Anfang an sehr sorgfältig geachtet und nie konnte ich irgendwelche Beobachtungen machen, welche darauf hingedeutet hätten, dass jene Annahme Boveri's, durch welche die Centralkörper als „Einschlüsse" eines besonders gebildeten Organs ausgegeben werden, irgend einen Schein von Berechtigung hätte. Wenn auf diesen Punkt noch irgend jemand einzugehen Lust hat, so bitte ich strenge zu unterscheiden zwischen der in Boveri's Annahme enthaltenen logischen Construktion und dem simplen Thatbestand, welcher zeigt, dass wenn die Centralkörper fortgenommen werden, überhaupt kein „Organ" mehr übrig bleibt, als dessen „Einschlüsse" jene erscheinen könnten.

Ich habe früher die Worte „Centrosoma" und Centralkörper gleichwerthig gebraucht. Ich thue dies jetzt nicht mehr, da das „Centrosoma" nach Boveri's letzten Ausführungen zu einem Wesen von schwankendem Charakter geworden ist und zwar darum, weil die

Boveri'sche Technik weder früher noch später in der Lage war an den Centren der Zellen irgendwie übereinstimmende Befunde zu erzielen. Das „Centrosoma" ist demgemäss etwas porteusartig Wechselndes; die Mikrocentren dagegen bauen sich immer wieder aus den nämlichen Individuen, den Centralkörpern, auf. Ich habe nun von diesen jene oben citirte „Charakteristik" gegeben und glaube, dass auf Grund derselben jeder Untersucher die Centralkörper unter dem Mikroskop wird erkennen und wieder auffinden können. Ein Aehnliches ist nach der Boveri'schen „Definition" des „Centrosoma" nicht möglich. Diese lautet (Nr. 2, S. 60):

„Unter Centrosoma verstehe ich in der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert".

Boveri hält sich in dieser Definition wesentlich an physiologische Daten, da eine auch nur annähernd gleichartige Erscheinungsweise seinen „Centrosomen" nicht zukommt. Da die histologischen Daten ausgeschlossen sind, die Physiologie der Centrosomen aber wegen ihrer wechselvollen Natur noch im Argen liegt, so hat diese Definition wenig greifbaren Inhalt. Setzt man statt den Worten „unter Centrosoma" die Worte „unter dem Kern", so passt die Definition ebensogut auf diesen wie auf jenes. Danach kann man den Werth dieser „Definition" ermessen. Schicken wir irgend einen Mikroskopiker, der von der ganzen Centrosomenangelegenheit und der ganzen Zellenlehre nichts weiss, ausgerüstet mit der Boveri'schen Definition auf die Suche, so wird er unfehlbar nicht das „Centrosoma", sondern den Kern heimbringen. Diese Boveri'sche Definition hat zu Wege gebracht, dass der gelehrte Untersucher die Sphären, die plurikorpuskulären Mikrocentren und die solitären Centralkörper mit einander verwechselte; alle diese Dinge werden gelegentlich als „Centrosomen" bezeichnet, worauf schon Wilson aufmerksam machte.

Es ist bekannt, dass die Zellen gewöhnlich nur einen Kern besitzen. Wenn daher eine Mutterzelle sich theilt und das Faktum dieser Sorte von Vermehrung gewiss ist, so muss auch der Kern sich theilen und es muss ferner auch Kern- und Zelltheilung einander irgendwie parallel gehen. Um dies zu wissen, braucht man keine mühevolle Untersuchung zu machen, vorausgesetzt, dass der Kern in seiner Eigenschaft als permanentes Organ bekannt ist. Wenn man nun mit Boveri behauptet, eine normale Zelle dürfe eigentlich nur ein Centrosoma besitzen und es müsse ein strenger Parallelismus zwischen Centrosomen- und Zelltheilung statthaben, so wäre dies etwa so als wenn man behaupten wollte, eine normale Zelle dürfe nur einen Kern

haben und es müsse ein strenger Parallelismus zwischen Theilung von Kern und Zelle bestehen. Beiderlei Aufstellungen sind in meinen Augen nur Gemeinplätze, die zwar von augenfälligen, aber nicht einmal durchgehenden Erscheinungen abgezogen wurden, durch die auch im Grunde genommen gar nichts gefördert wird. Dieser Satz: Wenn eine Zelle sich theilt, so muss auch ihr Kern und ebenso ihr Centrum sich theilen, darf eben nicht umgekehrt werden. Denn wie es normale Zellen mit mehreren Kernen giebt, so giebt es auch normale Zellen mit mehreren Centralkörpern, ja sogar mit mehreren Mikrocentren[1]), und wie auf eine Kerntheilung nicht immer eine Zelltheilung folgt, so geht auch die Theilung des Mikrocentrums, ja selbst nicht einmal die Entstehung der Spindelfigur immer pari passu mit einer Kern- oder Zelltheilung einher. In der gedachten Beziehung erscheint mir die Boveri'sche Definition wie eine Art Ukas, wonach sich die Natur so verhalten soll und muss, wenn anders sie nicht gewärtigen will, als Urheberin „abnormaler" Vorgänge gebrandmarkt zu werden. Ich halte es aber meinerseits für sehr bedenklich auf eine derartige Weise „festzustellen", was Rechtens ist für die Natur. Uebrigens beruht die Aussage der Boveri'schen Definition, dass das „Centrosoma ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes Organ" sei, nur auf einer Petitio principii, denn in den Erläuterungen zu dieser Definition wird so ungefähr erklärt, dass, wenn das „Centrosoma" sich theile, auch die Zelle schon virtuell getheilt sei (S. 63). Natürlich, wenn das mit zum Begriff der Sache gehört, dass die Zelle bereits getheilt ist, bez. die Tochterzellen in Entstehung begriffen sind, wenn das „Centrosoma" zur Theilung kommt, dann hat allerdings jede Zelle schliesslich nur ein „Centrosoma". Trotz dieser Ueberlegung erlaubt Boveri der „normalen" Zelle, dass sie — „höchstens" — zwei „Centrosomen" besitzen dürfe, welche für die nächstfolgende Theilung bestimmt sind. Seien noch mehr Centrosomen vorhanden, so käme es gelegentlich der nächsten Mitose zu pathologischen Zuständen. Lässt man indessen alle diese Anschauungen unberücksichtigt und hält sich allein an die Thatsachen und Vorgänge der Natur, so stellt sich heraus, dass die von mir sogenannten Centralkörper die allein fortpflanzungsfähigen Elemente der cellulären Centren sind, welche auch die Fähigkeit haben, während der Mitose eventuell jedes für sich allein ein ganzes Mikrocentrum zu repräsentiren; solcher Centralkörper giebt es in den ruhenden Zellen gewöhnlich 2 oder 3, auch vier kommen vor; trotz dessen folgen der Regel nach hieraus keine pathologischen Zustände, entgegen der Boveri'schen Auslassung, sondern es entstehen gewöhnlich bipolare Mitosen. Auf diese Dinge

[1]) Es genügt, hier an das Verhalten der pflanzlichen Zellen zu erinnern.

will ich dann gleich noch näher zu sprechen kommen. Im Anschluss an das eben Gesagte möchte ich aber zunächst noch darauf aufmerksam machen, dass auf dem Gebiete der Botanik inzwischen Thatsachen zum Vorschein gekommen sind, welche der Boveri'schen Behauptung von dem strengen Parallelismus zwischen Centrosomen- und Zelltheilung direct widersprechen. So beobachtete Farmer bei den Pollenkörnern von Fossombronia im Beginn der Mitose im Umfange des central gelegenen Kernes das Auftreten von 4 äquidistanten Centren, welche sich späterhin paarweise vereinigten, sodass doch nur eine zweipolige Spindelfigur entstand. Die 4 ursprünglichen Centren müssen wohl schon während der Zellenruhe vorhanden gewesen sein, da sie in ihrer eigenthümlichen Ordnung gleichzeitig zum Vorschein kamen. Also auch hier, bei der Entstehung pflanzlicher Geschlechtszellen, in dem normalsten aller normalen Fälle, folgen aus der Gegenwart mehrfacher Mikrocentren keine pathologischen Zustände, und es ist klar, dass von dem angeblichen strengen Parallelismus zwischen der Theilung der Centren und der Zelle nicht die Rede sein kann. Die Thatsache, dass ein solcher Parallelismus für häufig bei thierischen Zellen vorhanden ist, kann als eine der Regel nach eintretende Begleiterscheinung der wirkenden Grundgesetze angesehen werden, ohne dass diese doch in jedem Fall eintreten muss.

Ich werde auf das soeben Besprochene noch näher einzugehen haben, um die aus meinen Untersuchungen folgenden Resultate den Boveri'schen Aufstellungen mit möglichster Klarheit und Schärfe gegenüberzustellen.

Die Darstellung Boveri's leidet besonders darunter, dass dem „Centrosoma" eine von den Centralkörpern unabhängige Existenz vindicirt wird, während es überhaupt keine Centrosomen, d. h. überhaupt keine cellulären Centralgebilde ohne Centralkörper geben kann: nimmt man diese hinweg, so ist auch das Mikrocentrum oder „Centrosoma", — beide Begriffe decken sich vielfach, aber nicht immer —, nicht mehr vorhanden. Die selbstständige Existenz des „Centrosoma" soll nun unter anderem dadurch bewiesen werden, dass diesem Organ die Fähigkeit der selbstständigen Zweitheilung zugesprochen wird; dies hat Boveri auch in seine Definition aufgenommen.

Dem halte ich nun entgegen, dass die „Centrosomen" oder Mikrocentren nur darum sich im Beginn der Mitose in zwei Theile zerlegen können, weil sie die Centralkörper enthalten, welche ihrerseits die Fähigkeit der Theilung oder vielmehr der Vermehrung durch Knospung besitzen. Nicht das Centralgebilde als ein Ganzes wäre als ein solcher Körper zu nehmen, welcher die Fähigkeit der Fortpflanzung

besitzt, sondern nur die in ihm enthaltenen Elemente, die Centralkörper, sind die schöpferischen, die fortpflanzungsfähigen Gebilde. Besteht mithin ein „Centrosoma" oder Mikrocentrum aus mehreren Centralkörpern, so findet zwar im Beginn der Zelltheilung eine Zerlegung des Centralgebildes statt, aber diese Zerlegung oder Theilung ist keine Fortpflanzung im engeren Sinne, sondern man kann genauer nur von dem Wachsthum und der weiteren Entwicklung einer bereits vorhandenen Anlage sprechen. Wie dies gemeint sei, wird sogleich einleuchtend werden.

Nehmen wir als einfaches Beispiel irgend einen Leukocyten, dessen Mikrocentrum aus zwei Centralkörpern besteht. Findet nun bei Beginn der Zelltheilung die räumliche Auseinanderlegung des ursprünglich einheitlichen Mikrocentrums in zwei Theilmikrocentren statt, so kommt dies dadurch zu Stande, dass die zwischen beiden Centralkörpern gelegene primäre Centrodesmose zur Centralspindel auswächst. Durch die Entwickelung der Spindel unter gleichzeitiger Einwirkung der von der Zellsubstanz ausgeübten Zugkräfte wird mithin das Centrum in zwei Theile auseinandergeschoben. Dies ist die positive Seite des Processes der Zweitheilung des Mikrocentrums. Die Entwicklung der Spindel kann aber auch ohne Centralkörper vor sich gehen, wie die einzelligen Geschöpfe zeigen; also kann ein wesentlicher Theil dieses Processes zum Ablauf kommen, ohne dass überhaupt ein Mikrocentrum da ist, welches zweigetheilt wird.

Mit dieser Anschauung, dass der Vorgang der Zweitheilung oder Vermehrung des Mikrocentrums kein eigentlich so zu nennender Fortpflanzungsprocess ist, stimmt auch ferner die für den Untersucher mitunter peinliche Thatsache überein, dass selbst bei grösster Sachkenntniss kaum festzustellen ist, in welchem Zeitmomente während des Beginnes der Mitose die „Zweitheilung" des Mikrocentrums als wirklich eingetreten zu betrachten sei. Misst die die Centralkörper verbindende Substanzbrücke weniger als 0,5 μ, so wird man berechtigt sein von einem Mikrocentrum zu sprechen; ist sie dagegen ca. 1 μ lang geworden, so müssen doppelte Mikrocentren und eine zwischen ihnen liegende junge Spindelfigur angenommen werden, denn mehr als 0,5 μ dürfte die primäre Centrodesmose bei unserem Beispiel der Leukocyten in ruhendem Zustande nur sehr selten messen. Hier zeigt sich, wie es bei anderem Lichte besehen auch als eine Sache des Uebereinkommens verstanden werden kann, wenn man bei ruhenden Zellen mit 2 oder 3 in einer Gruppe vereinigten Centralkörpern von einem „Mikrocentrum" und nicht lieber an Stelle dessen einfach von 2 oder 3 miteinander direkt verkuppelten Centren spricht. Der Vorgang der mitotischen Vermehrung des Mikrocentrums lauft mithin in der Weise ab, dass ein Gebilde, welches schon vorher in sich getheilt war, dessen Elemente, die Centralkörper, sich schon vorher fortgepflanzt

hatten nunmehr definitiv durch Wachsthumsvorgänge und durch gewisse Zugkräfte, die aus der kontraktilen Zellsubstanz sich entwickeln, in zwei für das Auge räumlich getrennte Gruppen zerlegt wird, wobei naturgemäss die eigentlich schon vorher diskreten Theile uns erst dann als doppelte Mikrocentren gegenständlich werden, wenn die räumliche Entfernung der Tochtercentren über ein gewisses Mindestmaass hinaus gewachsen ist. Will man aber, um einen wahren Process der Fortpflanzung des Mikrocentrums herauszurechnen, darauf Gewicht legen, dass die Centralkörper in der Zellenruhe direkt unter einander verbunden sind, — durch die primäre Centrodesmose —, während die Tochtermikrocentren von einander getrennt seien, so mache ich darauf aufmerksam, dass die direkte Verbindung der Centralkörper nach wie vor bestehen bleibt, da nämlich die primäre Centrodesmose sich in fortlaufender Entwicklung in die sekundäre Centrodesmose oder Centralspindel umbildet. Centralspindel und Centralkörper sind der Genese nach jeder Zeit ein Ganzes, insofern ein einzelner Centralkörper sich durch Knospung in ein Mikrocentrum mit primärer Centrodesmose, das Mikrocentrum wiederum in eine Spindel, welche die Tochtercentren an ihren Enden trägt, umwandeln kann, und so wird die Trennung der Tochtermikrocentren erst dann eine vollkommene, wenn die Centralspindel am Schluss der Mitose zum Schwund kommt.

Es sei mir gestattet an dieser Stelle eine Abschweifung zu machen. Es ist mehrfach bestritten worden, dass die Centralspindel in der von mir beschriebenen Weise aus der primären Centrodesmose hervorwächst, so z. B. von Drüner, Braus, Korschelt und anderen. Diese Autoren lassen, wenigstens in bestimmten Fällen, die Centralspindel aus der sekundären Verschmelzung gewisser Strahlen der beiden Tochterradiärsysteme nachträglich entstehen. Diese Anschauung setzt voraus, dass die Strahlen, welche in die Spindelbildung eingehen, der Art nach identisch sind mit allen anderen Strahlen, welche rings um die Centren herum entwickelt sind. Die Spindelfasern müssten mithin vor Allem das gleiche färberische Verhalten zeigen, wie die übrigen Radiärfasern. Eben diese Meinung betreffs der Natur der Spindelfasern hatte ich früher auch (Nr. 15; S. 156); ich glaubte, dass sie ordinäre Radiärfasern vorstellen, welche nur das für sich voraus haben, dass sie von dem einen Centrum auslaufend wiederum in dem anderen konvergiren und somit gleichsam zweimal centrirt sind. Diese ganze Vorstellung ist, wie ich mich nachmals überzeugt habe, vollständig verfehlt und ich bin somit in meinen neueren Schriften auf diesen Gedanken nicht wieder zurückgekommen. Man wolle auf das färberische Verhalten junger Centralspindeln achten und man wird finden, dass diese sich immer anders färben als die Summe der übrigen Radien. Die junge Spindelfigur hat die

für den Mikroskopiker höchst fatale Neigung, sich möglichst wenig zu färben, daher sie häufig als heller Fleck auf dunklem Grunde erscheint. Bei einer starken Protoplasmafärbung also wird man z. B. die Erfahrung machen, dass das gesammte System der Polradien (im weiteren Sinne) intensiv tingirt wurde, während die junge Spindel nahezu farblos blieb. Dies kann man auch an vielen Abbildungen sehen, die von den Autoren bereits geliefert wurden. Helle Spindelchen auf dunklem Grunde findet man schon in der alten Arbeit von Hermann, dann bei Drüner, bei von Kostanecki und andren. Von einer wesenhaften oder genetischen Identität der Spindelfibrillen und der Radiärfasern kann daher nicht die Rede sein. Vielmehr ist die Spindel ein corpus sui generis und leitet ihre besondere Entstehung durch Assimilation, Wachsthum und Differenzirung aus der primären Centrodesmose her. Wenn diese beginnt zu wachsen, so ist sie im Anfang noch dunkel färbbar und bildet zwischen den Tochtermikrocentren einen bandartigen Streifen. Im Augenblick, wo die Spindelanlage die Tonnenform aquirirt, wird die Färbbarkeit wegen der relativen Substanzarmuth des angeschwollenen Gebildes eine sehr geringe und ist aus diesem Grunde die tonnenförmige Spindel auf ihren jüngsten Stadien schwer zu finden. Diejenigen Autoren, welche die sekundäre Entstehung der Centralspindel durch Verschweissung bestimmter Strahlengruppen der beiden Tochterradiärsysteme behaupten, haben meiner Meinung nach die junge Spindel garnicht gefunden, und die meisten dieser Autoren würden auf die Frage, was denn eigentlich zwischen den beiden auseinanderweichenden Tochtercentren vorhanden ist, überhaupt die Antwort schuldig bleiben, weil sie in ihren Präparaten an dieser Stelle schlechtweg Nichts gesehen haben. Soviel nebenbei über die Entstehung der Spindelfigur. Nun komme ich auf das Frühere zurück.

Man kann gewiss in zwangloser Weise von einer mitotischen Zweitheilung oder Vermehrung der Mikrocentren sprechen. Wenn aber Boveri von einem „mit der Fähigkeit der Zweitheilung ausgestatteten Organ“ spricht, so hat er ein eigentlich so zu nennendes Fortpflanzungsvermögen im Auge und dies kommt dem Mikrocentrum oder „Centrosoma“ nach den obigen Ausführungen **nicht** zu. Dies ist eben der springende Punkt, dass Boveri den Fortpflanzungsakt der Centralgebilde, seiner „Centrosomen“, aufgefunden zu haben glaubte, worauf er heut noch den grössten Werth legt, während die eigentlich fortpflanzungsfähigen Elemente der cellulären Centren erst von mir genauer bestimmt wurden, indem ich zeigte, dass es die Centralkörper sind, die sich durch Knospung vermehren (Nr. 16, S. 485). Es würde nach meinen Untersuchungen nur einen Specialfall geben, in welchem die zu Beginn der

Mitose stattfindende Theilung des Mikrocentrums zu gleicher Zeit ein wahrer Fortpflanzungsakt ist. Dies wäre dann der Fall, wenn das Mikrocentrum in der Zellenruhe nachweislich nur durch einen Centralkörper repräsentirt würde. Dass dies vorkommt, soll aber noch bewiesen werden; mir ist nichts dergleichen bekannt.

Im Anschluss hieran erlaube ich mir darauf aufmerksam zu machen, dass sich nach einer Methode, die man die Methode der systematischen Reduktion nennen kann, ja sehr leicht bestimmen lässt, was eigentlich an den Centralgebilden der Zellen das Wesentliche ist. Haben wir z. B. bei einem Säuger ein Drüsenorgan, so könnte der Physiologe von vornherein im Zweifel sein, welcher von den Bestandtheilen der Drüse für die Sekretion das ausschlaggebende Moment ist, ob das Blutgefässsystem, die Lymphbahnen, die Drüsenzellen oder was sonst. Geht man systematisch zurück auf niedere Geschöpfe, die keine so grosse Komplikation des inneren Aufbaues besitzen wie die Säuger, so zeigt sich, dass die Drüsen im einfachsten Falle auf die Epithelzellen reducirt werden, welche mithin den wesentlichsten Bestandtheil dieser Organe bilden. Vergleichen wir in der nämlichen Weise eine grössere Reihe von verschiedenen Mikrocentren und fragen, was im einfachsten Falle von einem solchen Organ übrig bleibt, so erhalten wir eben den Centralkörper als letzten Rest. Denn wenn z. B. eine Zelle in der Ruhe nur zwei Centralkörper besass und nun in die Mitose eintritt, so wird zunächst jedes der mitotischen Centren weiter nichts als einen Centralkörper enthalten. Somit müssen unwiderleglicher Weise die Centralkörper als die integrirenden Bestandtheile der cellulären Centren angesehen werden.

Wir wollen nun die Boveri'sche Behauptung, dass es „ganz unabhängig" von den Centralkörpern und „unbeeinflusst" von ihrer Zahl ein mit der Fähigkeit der „Zweitheilung ausgestattetes Organ", nämlich das „Centrosoma" giebt, noch ein Stückchen weiter verfolgen. Eine besondere Stütze für diese Anschauung findet der Autor in dem Faktum, dass ein Mikrocentrum, auch wenn es aus drei oder vier Centralkörpern besteht, anlässlich der Mitose doch nur zwei und nicht drei oder vier Pole aus sich hervorgehen lässt. Wenn die Centralkörper das Ausschlaggebende wären, warum bildet nicht jeder einen Pol?

Wenn ich mir die Sache recht überlege, so finde ich eigentlich, dass diese Frage falsch gestellt ist. Sie beruht auf Boveri's Anschauung, dass die „Centrosomen" den Ablauf der Mitose und somit auch die Entwicklung der Spindelfigur „beherrschen". Boveri denkt also, dass auch im meinem Sinne die Centralkörper, wenn von mir soviel Werth auf ihre Existenz gelegt wird, die verantwortlichen Redaktoren der Mitose und der Spindelbildung sein müssten. Die Frage nun, warum bei Gegenwart eines plurikorpuskulären

Mikrocentrums nicht regelmässig eine pluripolare Mitose entsteht, kann ich ebenso wenig beantworten, wie Boveri die andere Frage, welche Ursachen unter diesen Umständen zur Entwicklung einer gewöhnlichen bipolaren Spindelfigur führen. Denn die von meinen Herrn Opponenten beliebte Antwort: „weil in jedem Falle ein von den Centralkörpern unabhängiges „Centrosoma" vorhanden ist, welches die Fähigkeit der Zweitheilung besitzt", ist nur eine begriffliche Umschreibung des Thatbestandes mit Worten, welche erst dann eine Bedeutung haben, wenn angenommen wird, dass das „Centrosoma" unabhängig von den Centralkörpern eine reelle Existenz ist und die Spindelbildung in eigentlichem Sinne beherrscht. Die Bildung einer bipolaren Spindel kommt aber, wie schon hervorgehoben wurde, auch ohne die Gegenwart irgend welcher Centren bei den Einzelligen vor.

Es sind mithin meiner Meinung nach gewiss nicht die Centralkörper „das Ausschlaggebende" bei dem Akt der Spindelentstehung und ebenso wenig kann ich den Boveri'schen Centrosomen-Begriff dafür anerkennen. Aber ebenso gewiss ist es nicht meine Meinung, dass die Gegenwart der Centralkörper für die Spindelbildung gänzlich ohne Belang sei; dies wolle man aus den obigen Worten nicht ableiten. Denn ich glaube ja dargethan zu haben, wie aus jedem Centralkörper auf dem Mittelwege der Knospung und Umwandlung in ein Mikrocentrum die Anlage oder die materiellen Vorbedingungen für die Entwicklung einer späteren Spindel sich herleiten können; ausserdem ist klar, dass die Entstehung pluripolarer Mitosen an die Gegenwart mehrfacher Centralkörper gebunden ist. Ist aber die Spindelanlage oder die Zwischenmasse des Mikrocentrums einmal gegeben, so erscheint die Entstehung der Spindelfigur als ein in hohem Grade selbstständiger Process, und ich vermag, gerade so wie Boveri, vorläufig nicht anzugeben, warum aus einem plurikorpuskulären Mikrocentrum der Regel nach nur eine bipolare gewöhnliche Spindel und nicht eine komplicirte vielpolige Figur, die ja von sehr verschiedenartiger Beschaffenheit wird sein können, hervorgeht. Das sind Dinge, die wir der Natur im Einzelnen noch nicht nachrechnen können. Ich kann also nur sagen, dass ich, obwohl es mir im Bereiche der Wissenschaft schon das Liebste ist, wenn man Alles wasserklar haben kann, doch bei Gelegenheit bereit bin anzuerkennen, wie Dinge vorkommen, die über den platten Verstand vorläufig hinausgehen. Das Verhältniss der vielfachen Centralkörper zur bipolaren Mitose ist aber noch sehr dunkel. Dass dies Verhältniss ein nothwendiges sei und dass durch die Erzeugung mehrfacher Centralkörper innerhalb des nämlichen dynamischen Centrums der Individualität der jeweils vorliegenden einzelnen Zelle entsprochen wird, ist mir im höchsten Grade wahrscheinlich. Ich habe schon seit Jahren diese scheinbare Ueberproduktion von Centralkörpern als einen im

Sinne des Spannungsgesetzes kompensatorischen Vorgang angesehen; näher will und kann ich mangels besserer Einsicht hierauf nicht eingehen (einige weitere Andeutungen siehe in Nr. 19).

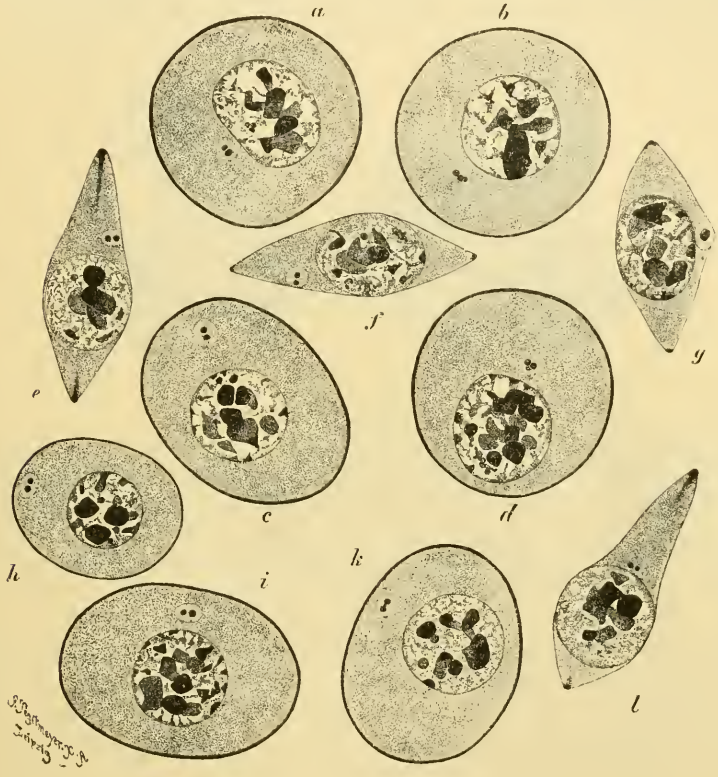
Es sei mir indessen gestattet, die Boveri'sche Fragestellung betreffend die plurikorpuskulären Mikrocentren noch von einigen anderen Seiten her zu beleuchten. Ich denke, dass, wenn z. B. zwischen vier Centralkörpern ein und desselben Centrums nur eine zweipolige Spindel sich entwickelt, eine Art Selbststeuerung der Natur vorliegen muss. Vielleicht ist der Umstand, dass in einem Mikrocentrum an irgend einer Stelle durch Wachsthum und Differenzierung die Spindelentwicklung eintritt, gerade die Ursache, dass an einer anderen Stelle desselben Mikrocentrums die Spindelentwicklung nicht noch einmal in Gang kommen kann. Ist nun eine Selbststeuerung vorhanden, so ist sie doch keine mit absoluter Sicherheit arbeitende, wie sich leicht an mannigfachen Beispielen erweisen lässt. Dies spricht gegen die Boveri'sche uneingeschränkte Vorstellung von einem Organ, dem „Centrosoma", das ein für alle mal mit der Fähigkeit der Zweitheilung ausgestattet sein soll. So kommen normale Theilungsfiguren vor, die ausser den beiden Hauptpolen noch Nebenpole haben (Reinke); dies glaubte ich in früheren Jahren bei den Mitosen des Salamanderdarms häufig gesehen zu haben. Oder die Theilungsfiguren sind geradezu im Anfang pluripolar, während sie später bipolar werden. So sagt Strassburger (Nr. 37., S. 176 ff) gelegentlich der Besprechung der Zelltheilung in den Sporangien des Lebermooses Pellia epiphylla:

„Ich habe keine einzige dreipolige Kernspindel in den Schnitten gefunden, welche eine grössere Anzahl dreipoliger Anlagen aufwiesen, so dass ich es für wahrscheinlich halte, dass solche überzählige Pole sich nachträglich vereinigen." „Mehrpolige Spindelanlagen sind Belajeff auch in den Pollenmutterzellen von Larix und Liliaceen entgegengetreten und zwar so häufig, dass er die Frage aufwirft, ob ein solcher vielpoliger Zustand dort von den Spindelanlagen nicht stets durchlaufen werde." Und ferner: „Ist der centrale Körper in der Astrosphäre, der bei Pflanzen als einfaches Centrosom gedeutet wurde, ein Mikrocentrum im Sinne Heidenhain's, so liesse die Multipolarität pflanzlicher Spindelanlagen, wo sie vorkommt, sich leichter aus demselben ableiten."

Aus allem diesem ersieht man doch ganz gewiss, dass es ganz im Gegensatz zu der Boveri'schen Anschauung nicht die Zahl der verfügbaren Centren allein ist, wodurch die Natur die Valenz der Mitose, d. h. die Zahl der Pole, bestimmt, sondern dass ausserdem noch ganz andere Dinge in Betracht kommen. Ich habe davon gesprochen, dass Einrichtungen vorhanden sind, durch welche der Regel nach die Bi-

polarität der Mitose selbstthätig regulirt wird, in einer Weise, die uns vorläufig unbekannt ist. Und indem ich ein solches Vermögen der Selbstregulation annahm, habe ich der Thatsache selbst nur einen Namen gegeben. Ist das Mikrocentrum plurikorpuskulär, so geht mitunter diese Selbststeuerung thatsächlich ganz verloren, und die Gegenwart mehrfacher Centralkörper zieht dann ausnahmsweise eine regelrechte pluripolare Mitose nach sich.

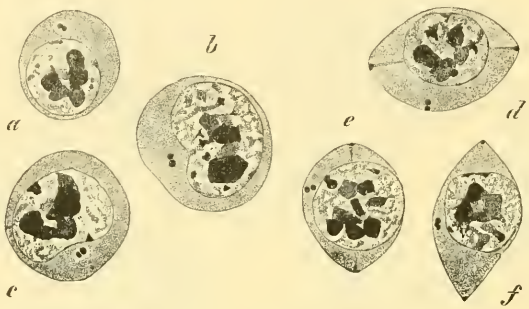
Das schönste und unverdächtigste Beispiel dieser Art habe ich bei den rothen Blutkörperchen der Entenembryonen ge-



Figur 10.

Rothe Blutkörperchen vom Entenembryo (ca. 4 Tage alt). Bei diesen Zellen kommen sehr verschiedenartige Stellungen des Mikrocentrums vor. Dies hängt, wie später an andrer Stelle gezeigt werden soll, mit den rasch aufeinanderfolgenden Theilungen und mit der Herausbildung der biconvexen Linsenform zusammen. Fig. a, b, c, d, h, i und k stellen Flächenansichten vor. Die Zelle wird von einem starken, schwarz gefärbten Ring, dem Dehler'schen Reifen, umfasst. In d drei Centralkörper, ebenso in b; in k ist die primäre Centrodesmose sichtbar. In e, f, g und l senkrechte Durchschnitte; der Dehler'sche Reifen zeigt sich nun auf dem Querschnitt als kleiner schwarzer Fleck am scharfen Rande der Zellen. Sehr auffällig ist die Stellung des verklumpten Mikrocentrums in g. Vergrösserung: 2500.

sehen. Diese Zellen sind im allgemeinen bikonvexe Linsen, die bald kreisrund, bald mehr elliptisch geformt sind; auf einem zu ihrer Flächenausdehnung senkrecht geführten Durchschnitte erscheinen sie spindelförmig (vergl. Fig. 10; viele Abbildungen für das Hühnchen in Nr. 7 bei Dehler[1]). Der freie Rand der Körperchen ist zugeschärft und zeigt den von Dehler zum ersten Male beschriebenen soliden Reifen, innerhalb dessen die Masse des Blutkörperchens gleichsam ausgespannt ist. Die Mikrocentren verhalten sich ganz ähnlich wie beim Leukocyten; die jugendlichen noch in den Blutinseln enthaltenen Blutzellen, welche die specifische Linsenform noch nicht ausgebildet haben, sehen



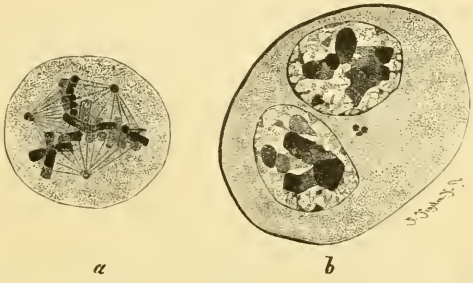
Figur 11.

Entwicklungsstadien rother Blutkörperchen beim Entenembryo. In a, b, c sind Zellen einer Blutinsel aus jenem Zeitmomente dargestellt, wo Blutplasma zwischen die Zellen eingedrungen ist und diese eine runde Form angenommen haben. In d, e, f sieht man das erste Auftreten des Dehler'schen Reifens, durch dessen verhältnissmässig schnelles Wachsthum die Zellen zur bikonvexen Linsenform umgestaltet werden. Vergr.: 2500.

daher auch im Ganzen den Leukocyten sehr ähnlich, namentlich zu jener Zeit, wenn sie sich von einander zu lösen beginnen und Blutplasma zwischen sie getreten ist, so dass sie nun Kugelform annehmen können, während sie vorher sich durch gegenseitige Pressung abplatteten (Fig. 11a, b, c; in d, e, f erstes Auftreten des peripheren Reifens, welcher im Querschnitt zu sehen ist, und im Zusammenhang hiermit Uebergang zur Linsenform). Die Mikrocentren können mehr als 2 Centralkörper enthalten und im Zusammenhang hiermit finden sich gelegentlich pluripolare Mitosen (Fig. 12a). Diese enden mit der Bildung von Riesenblutkörperchen (Fig. 12b) welche mehrkernig sind und sich genau so wie die in dieser Arbeit beschriebenen Riesenzellen verhalten. Man findet ihre Kerne

[1]) Einige weitere Erläuterungen zu der Dehler'schen Arbeit werde ich später ausführlich geben.

demnach peripher und eine bald grössere, bald kleinere Centralkörpergruppe in der Zellenmitte. Dieses Mikrocentrum kann einen bedeutenden Umfang erlangen und dann ist in ihm auch eine grosse Anzahl von Centralkörpern vorhanden; für die fernere Vermehrung der Centralkörper sind vielleicht die an den Riesenzellen eintretenden interkurrenten Mitosen von besonderer Bedeutung. Dass solche vorkommen, ist ohne Frage, da die Zahl der Pole in manchen Fällen mehr als drei oder vier beträgt. — Auf jeden Fall ist klar, dass die Gegenwart mehrfacher Centralkörper in der ruhenden Blutzelle des Entenembryos unter Umständen dennoch für die Mitose von Belang sein kann, und die Frage Boveri's, warum nicht bei plurikorpuskulären Mikrocentren



Figur 12.

Rothe Blutkörperchen vom Entenembryo, und zwar a) eine dreipolige Mitose; b) ein Abschnitzel eines Riesenblutkörperchens, welches zwei Kerne und ein in der Zellenmitte gelegenes Mikrocentrum zeigt. Vergr.: 2500.

jeder Centralkörper einen Pol bildet, muss dahin beantwortet werden, dass dies thatsächlich vorkommt, dass wir aber vor der Hand nicht wissen, warum dies das eine Mal so, das andre Mal anders stattfindet.[2]) Für die normalen Fälle der Zweitheilung muss es eine Art Selbstregulation geben; ob diese allein durch das Centrum erwirkt wird, oder ob der gesammte Zustand des Zellkörpers, vor Allem derjenige der Zellsubstanz mit in Frage kommt, das wäre erst noch zu untersuchen. Es giebt aber in der Natur ganz gewiss kein solches Organ, wie das „Centrosoma", welches mit der souveränen Fähigkeit der Zweitheilung ausgestattet die Valenz der nächsten Mitose bestimmt, wie Boveri glaubt annehmen zu dürfen.

[2]) Vom Rath (Nr. 30, S. 71) äussert sich wie folgt: „In Betreff der multipolaren Mitosen möchte ich hier noch bemerken, dass ich dieselben auch recht häufig in völlig normalen anderen Geweben, z. B. im Hoden von Vertebraten (Salamandra, Triton) und Evertebraten (Astacus) antraf; ebenso überaus häufig bei den Furchungsstadien der Eier von Seeigeln und Ascaris megalocephala zwischen völlig normalen Eiern normaler Thiere.

Einen Hauptgegenstand der Boveri'schen Polemik habe ich mir schliesslich bis zuletzt aufgespart.

Ich erkenne gerne an, dass Boveri als ein eifriger und begeisterter Pionier der Wissenschaft einer der ersten war, der in dieses bis dahin unbekannte Gebiet eingedrungen ist. Aber wie in fremden Erdtheilen ein Entdecker am fernen Horizonte die hochragenden Gipfel unbekannter Länder auftauchen sieht, von ihnen getrennt durch unüberwindliche Schwierigkeiten, so hat auch Boveri die cellulären Centren nur von der Ferne gesehen, und es blieb seinen Nachfolgern überlassen die Wege zu finden und den Boden zu vermessen, auf dem eine neue Heimstätte der Wissenschaft sich erheben sollte. Hatte doch Édouard van Beneden, Boveri's gleichzeitiger Mitarbeiter, das Ziel eigentlich schon erreicht und eine Darstellung gegeben, die der Wirklichkeit um Vieles näher kam. Dass bezüglich der Centren Boveri die Resultate van Beneden's von Anfang an gegen sich hatte, ist übrigens meiner Meinung nach immer viel zu wenig gewürdigt worden! Die ausserordentliche Schärfe der Boveri'schen gegen meine Person gerichteten Streitschrift erklärt sich zum Theil auch daraus, dass ein alter Gegensatz zwischen Boveri und van Beneden bereits bestand.

Ich hatte nun der alten Boveri'schen Centrosomenlehre in meinen früheren Schriften de facto den Boden entzogen und an Stelle dieser die Grundzüge einer neuen Lehre von den Centralgebilden der Zelle entworfen, fussend auf der Thatsache, dass die Centren aller Orten gewisse der selbstständigen Vermehrung fähige Elementargebilde, eben die Centralkörperchen, enthalten. Allmählich hat sich herausgestellt, dass Boveri weder in älterer, noch in neuerer Zeit irgend etwas Genaueres von den cellulären Centren gesehen hat. In seiner klassischen Ascaris-Arbeit hat Boveri nach einem Verfahren konservirt, welches den einfachsten Grundlehren der histologischen Technik widerspricht und nach des Autors eigenem Ausspruch an der Hand der sonst maassgeblichen Gesichtspunkte gemessen „schlecht" ist; und er hat ferner ein Farbmittel angewendet, das Borax-Karmin, dem notorisch keinerlei specifische Verwandtschaft gegenüber den Mikrocentren zukommt. Die Resultate, die auf diese ungewöhnliche Weise betreffs der Centren erworben wurden, suchte Boveri dann später durch Untersuchungen am Seeigelei zu stützen, und der Autor glaubte zu neuen Uebereinstimmungen mit seinen früheren Erfahrungen gekommen zu sein. Indessen hat sich inzwischen fast Alles, was Boveri an dem neuen Objecte für die Centren hat Besonderes zeigen wollen, als unrichtig herausgestellt, da der Autor das Unglück hatte, dass zahlreiche Paralleluntersuchungen von anderer Seite her erschienen (von Kostanecki, Reinke, Hill, Field, vom Rath).

Boveri giebt sich nun in seiner Streitschrift die grösste Mühe,

koste es, was es wolle, die von mir und anderen gegebenen neuen Daten mit seinen Anschauungen zu vereinigen. In Folge dessen verwirren sich für ihn die neuen wirklichen und die alten angeblichen Thatsachen zu einem unauflösbaren Konvolut. Sein und Schein schürzen sich zu einem gordischen Knoten und die Auflösung findet er darin, dass den von mir sogenannten Centralkörpern keine durchgängige morphologische Identität zukommt!!

Boveri zieht also die Auffassung in Frage, dass die Centralkörper, da sie in endlosem Einerlei immer wieder dieselben histologischen und physiologischen Erscheinungen darbieten, wie selbstverständlich, überall die nämlichen, sich entsprechenden, identischen Bildungen sind. Auf künstlichem Wege scheidet er, — wie? das werden wir noch sehen, — diese Körperchen in zwei Klassen, nennt die einen „Centrosomen", die andern „Centriolen" und meint auf diese Weise durch Beseitigung der lästigen Centralkörper die Centrosomenlehre zu retten!

Man wird sich entsinnen, dass nach Boveri's älterer Anschauung das „Centrosoma" ein solides Körperchen war, welches in den Prophasen der Mitose kolossal wächst und dann noch ein Centralkorn im Inneren zeigt; während der späteren Stadien der Mitose sollte dann das Centrosoma wiederum auf seine frühere Grösse reducirt werden. Demgemäss hatte ich ausgeführt, dass die Bezeichnung „Centrosoma" nicht auf die Centralkörpergruppe des Leukocyten angewendet werden dürfte, denn dann hätte man die durchaus gleichwerthigen Centralkörpergruppen der Riesenzellen des Knochenmarks ebenfalls „Centrosomen" nennen müssen, und dies ging nicht wohl an, weil diese Centralkörpergruppen mitunter aus sehr vielen weit im Plasma über eine grosse Fläche hin verstreuten Centralkörperchen bestehen (Fig. 13—16; Fig. 18). Da wäre dann der Name „Centrosoma" beim besten Willen unanwendbar gewesen. Hier ist wichtig besonders hervorzuheben, dass die im extremen Falle so überaus lose gebauten Centralkörpergruppen der Riesenzellen sich durch zahllose Uebergangsglieder auf der anderen Seite an die eng zusammengeschlossenen Centralkörperhäufchen anreihen, wie sie bei den Leukocyten und auch bei den Riesenzellen selbst vorkommen (siehe hier Fig. 17 und in Nr. 16, die jungen Riesenzellen in Fig. 38—40; ferner ebenfalls hier die Centralkörpernebengruppen in Fig. 19 und 20). Also nannte ich diese verschiedenartigen Centralkörperhäufchen insgesammt „Mikrocentren". Ihnen allen war gemeinschaftlich, dass sie einem einheitlichen Radiärsystem zu Grunde lagen, und dass ferner eine direkte organische Verknüpfung der jeweilen zu einer Gruppe gehörigen Centralkörper, wenn nicht überall nachgewiesen, so doch vermuthet

Figur 13.

Figur 14.

Figur 15.

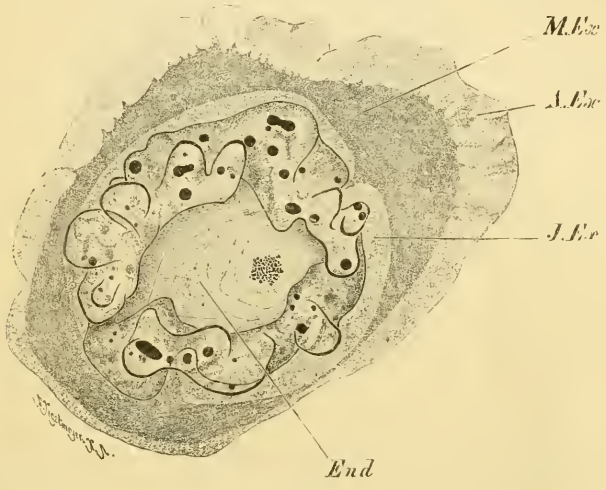
Figur 16.

Figuren 13—16.

Verschiedene Typen von Centralkörper-Hauptgruppen bei den Riesenzellen des Kaninchen-Knochenmarkes. Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: 1660. Die hohlkugelförmigen, auf dem Durchschnitte kranzförmigen Kerne sind nur in den Kontourlinien dargestellt. Wiederholt aus den „Neuen Untersuchungen“ (Nr. 16, Fig. 74. 78, 79, 82; die letzten drei Figuren mit geringen Abänderungen). Die Fig. 14 und 16 stellen gewöhnliche, die Fig. 13 und 15 ungewöhnliche Formen der Centralkörper-Hauptgruppe vor, da nämlich bei den beiden letzteren Fällen ausnahmsweise innerhalb der Gruppe eine Stelle, wo sich die Centralkörper besonders dicht zusammenschaaren, fehlt. Dies Verhalten ist typisch in Fig. 16 und 18 zu sehen. — Zu diesen Abbildungen ist noch Fig. 17 als Beispiel einer streng umgrenzten Centralkörper-Hauptgruppe — ohne Centralkörperverstreuung — hinzuzunehmen.

werden konnte.[1]) Da **damals** kein besonderer Grund dagegen sprach, so nahm ich keinen Anstoss, die Bezeichnungen „Centrosoma" und „Centralkörper" als Synonyma zu gebrauchen, und so hatten bei mir die Leukocyten zwei bis mehrere Centrosomen.

Dies passt nun nicht in das System der Boveri'schen Lehre und er erklärt, dass die von mir sogen. Centralkörper überhaupt nicht untereinander gleichwerthige Bildungen vorstellen, dass man wohl bei den Knochenmarks-Riesenzellen „Centrosomen" habe, nicht aber bei den Leukocyten; bei diesen sind die gleichen Körperchen nun nicht mehr „Centrosomen", sondern „Centriolen"! Und der Beweis? Hier



Figur 17.

Riesenzelle des Kaninchenknochenmarkes. Bordeaux-Eisenhämatoxylin. Vergrösserung: 1660. Das Exoplasma zeigt die typische koncentrische Schichtung. Centralkörper-Hauptgruppe streng umgrenzt ohne Centralkörperverstreuung. Phänomen der koncentrischen Kreise. (Wiederholt aus den „Neuen Untersuchungen", Fig. 48.)

ist er: die zwei, drei oder vier Centralkörper des Leukocyten stammen von einem Spindelpol ab, sind unter sich verbunden und bilden eine Einheit: das „Centrosoma". Die Centralkörper sind hier nur „Einschlüsse" des „Centrosoms" und müssen einen neuen Namen erhalten — „Centriolen". Bei den Riesenzellen hingegen stammt jeder der von mir sogen. Centralkörper von einem Spindelpol her, also ist hier jeder ein „Centrosoma". Ausserdem sind die Centralkörper der Riesen-

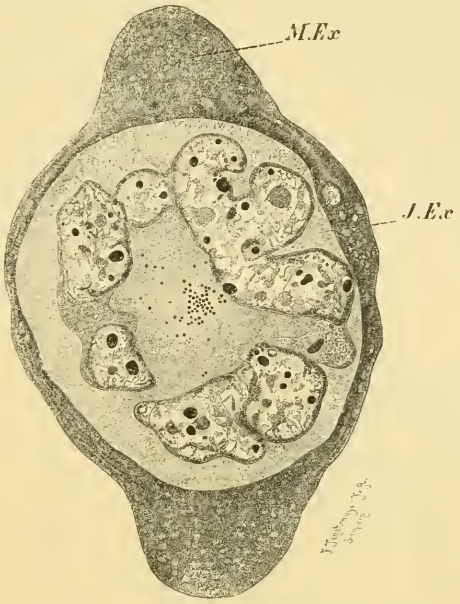
[1]) Ferner kann noch hinzugefügt werden, dass sich die Centralkörper-Nebengruppen der grossen Riesenzellen des Knochenmarks häufig mit „Sphären" umhüllen, so dass sie in dieser Beziehung den Mikrocentren der Leukocyten gleichen; sie bilden das beste Bindeglied zwischen den letzteren auf der einen und den Centralkörper-Hauptgruppen auf der anderen Seite.

zellen nicht durch Brücken untereinander verbunden und bilden somit keine höhere Einheit. Soweit Boveri! Hierzu werde ich mir einige Bemerkungen erlauben.

Wir haben hier einen ganz neuen angeblich fruchtbaren Gedanken: Bei den Leukocyten stammt die ganze Centralkörpergruppe von einem Spindelpol, bei den Riesenzellen dagegen jeder Centralkörper für sich allein ebenfalls von einem Spindelpol, und auf Grund der gleichen Genese spricht man dort von einem „Centrosoma" und darin enthaltenen „Centriolen" und hier allein von „Centrosomen".

Selbst das Thatsächliche, was hier vorgebracht wird, ist unrichtig. Ich habe ausdrücklich angegeben, und Boveri kannte die betreffende Stelle, denn er citirt sie gelegentlich (Nr. 16, S. 471), dass ich an solchen mitotischen Figuren der Riesenzellen, welche einem Stadium der Anaphase entsprachen, öfters an jedem Theilungspole zwei Centralkörper aufgefunden habe. Da ich ferner eine Vermehrung der Centralkörper während der Zellenruhe wenigstens nicht ausmitteln konnte (Nr. 16, S. 624), so nahm ich an, dass sie sich der Regel nach während der Mitose fortpflanzen (Nr. 16, S. 624) und möglicher Weise jedes Mal in verdoppelter Anzahl in die ruhende Zelle zurückkehren (S. 571). Da eben die einzigen bezüglich der Fortpflanzung der Centralkörper bei diesen Riesenzellen vorliegenden Beobachtungen darin gegeben sind, dass am Schlusse der Mitose gelegentlich zwei (übrigens ungleich grosse) Centralkörper an jedem Spindelpol nachweisbar sind, so folgt als sicher, dass in bestimmten Fällen, vielleicht aber immer, gerade wie beim Lymphocyten je mehrere Centralkörper von einem Spindelpol sich herleiten. In Uebereinstimmung hiermit fand ich in einem Falle in einer sehr grossen Centralkörper-Hauptgruppe, welche wahrscheinlich über 100 Centralkörper enthielt, eine grosse Anzahl derselben paarweise geordnet (erwähnt in Nr. 16, S. 572). Ich kann mir nur denken, dass Boveri bei der Lektüre meiner Schrift einem Flüchtigkeitsfehler anheimgefallen ist und an jener entscheidenden Stelle, wo von der Vermehrung der Centralkörper an den Theilungspolen die Rede ist, statt „Anaphase" — „Prophase" gelesen hat. Da die Knochenmarks-Riesenzellen von Lymphocyten abstammen, so spricht die Wahrscheinlichkeit von vornherein dafür, dass wie bei jenen immer je 2 bis 3 Centralkörper von einem Spindelpol abstammen und ein Boveri'sches „Centrosoma" vorstellen würden. Da aber die ruhenden Riesenzellen (abgesehen von dem oben erwähnten Unicum) eine irgendwie regelmässige Zusammenordnung ihrer Centralkörper nicht zeigen, so würde Boveri gar nicht einmal in der Lage sein angeben zu können, wie viele „Centrosomen" man in einer bestimmten Centralkörpergruppe anzunehmen hätte; die Zahl der „Centro-

somen" müsste ja doch der Zahl der Spindelpole der nächst vorangegangenen Mitose entsprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist aber die Zahl der von einem Spindelpol gelieferten Centralkörper wie beim Leukocyten eine wechselnde.

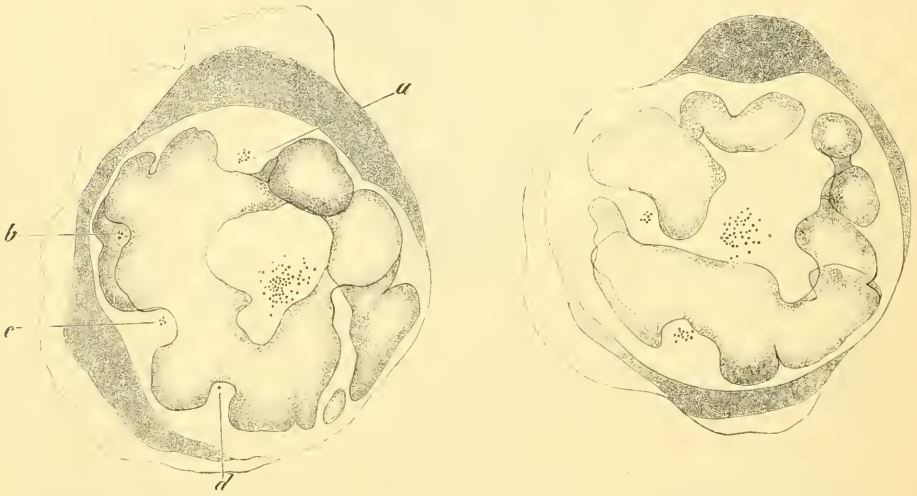


Figur 18.
Objekt, Färbung und Vergrösserung wie bei Fig. 17. (Wiederholt aus den „Neuen Untersuchungen", Fig. 57.) Centralkörper-Hauptgruppe mit Centralkörperverstreuung.

Sehen wir nun aber ab von dem Verstoss gegen das Thatsächliche und betrachten wir jetzt die entwicklungsgeschichtliche Methode dieses Boveri'schen Beweises gegen die Identität der Centralkörper, welche sich darauf stützen will, dass immer je ein „Centrosoma" von einem Spindelpol „entstammt". Von einem Spindelpol kann nämlich gar nichts entstammen, da der Spindelpol ein geometrischer Ort, ein abstrakter Begriff ist und an sich keine körperliche Existenz hat. Bei Boveri wird aber die Sache so dargestellt, als sei der Spindelpol ein reelles Ding, von dem sich ein körperliches Wesen entwicklungsgeschichtlich herleiten liesse. Jedermann weiss, dass der Spindelpol der geometrische Punkt ist, zu welchem die Spindelfasern konvergiren; die Fähigkeit „Centrosomen" in sich zu entwickeln hat dieser Punkt nicht. Die genetische Methode ist hier unanwendbar und die genetische Form des Beweises ist nur ein Trugschluss. Thatsächlich läuft die Erzeugung der Genese, der Centralkörper beim

Leukocyten und der Riesenzelle in gleicher Weise ab, indem nämlich immer ein Körperchen vom anderen abstammt, dies durch eine eigenartige Form inäqualer Theilung, welche mir Veranlassung gab von einer Knospung zu sprechen. Ob die Körperchen aber zu je einem oder zu je mehreren an einem Spindelpol liegen, ist im Hinblick auf die Frage ihrer morphologischen Identificirung gleichgültig.

Es ist also gewiss klar, dass auf diese Weise die durchgängige morphologische Identität der Centralkörper nicht angestritten werden kann, und es würde sich zweitens um die Frage handeln, ob eben jener genetische Beweis Boveri's etwas für die Frage zu leisten vermag, ob die Centralkörpergruppen der Riesenzellen mit den Mikrocentren der Leukocyten parallelisirt werden dürfen oder nicht. Hierüber lässt sich Folgendes sagen. Es ist zwar für die Centralkörper



Figur 19 u. 20.

Objekt, Färbung und Vergrösserung wie bei Fig. 17. In beiden Zellen sind in den Einfurchungen der Kernoberfläche verschiedene Centralkörper-Nebengruppen zu sehen; in Fig. 19 sind es vier Stück bei a, b, c und d, in Fig. 20 sind es zwei. (Wiederholt aus den „Neuen Untersuchungen", Fig. 83 u. 84.)

selbst gleichgültig, ob sie zu je einem oder zu je mehreren einem Spindelpol „entstammen", denn hierdurch wird für sie keine genetische Differenz begründet, wie wir sehen; für die Mikrocentren aber trifft dies nicht in gleicher Weise zu, denn beim Leukocyten entstehen sie durch Centralkörpervermehrung in loco, während bei den Riesenzellen diejenigen Centralkörper, welche ein Mikrocentrum zu bilden berufen sind, sofern dieses einen grösseren Umfang hat, von den verschiedensten Orten (Spindelpolen) her auf einen Platz zusammenrücken, um sich auf diese Weise erst nachträglich zu einem Centralkörperhaufen zusammenzuschaaren. Hier ist also eine

wahre genetische Differenz vorhanden. Boveri folgert demgemäss, dass die Centralkörperhaufen der Riesenzellen keine Mikrocentren sind: Der Spindelpol der Leukocyten liefert eine Einheit, ein Mikrocentrum oder ein Centrosoma, demgemäss die vielen Spindelpole der Riesenzellen viele Einheiten, viele Centrosomen; ordnen die letzteren sich zu Gruppen, so entsprechen diese doch nicht den Centralkörpergruppen oder Mikrocentren der Leukocyten. Diese Art von Beweisführung wäre dann als vollgültig anzusehen, wenn das Dogma zu Recht bestünde, dass zwei Dinge, die als morphologisch gleichwerthig angesehen werden sollen, immer nur auf ganz genau die nämliche Weise entstehen dürfen. Diese Voraussetzung ist falsch. Es kann z. B. ein Zellenkern aus einem, aus zwei und auch aus 24 isolirten Chromosomen entstehen; ja diese können sogar von verschiedenen Thieren herstammen. Es kann aber ein Zellenkern auch nach einer ganz anderen Methode z. B. auf dem Wege der direkten Theilung, zu Stande kommen. Ja es kann ein einfacher Zellenkern aus der direkten Verschmelzung zweier anderer entstehen, für den Fall nämlich, dass männlicher und weiblicher Vorkern sich zu einem einheitlichen Furchungskern vereinigen. Kurzum: wenn das Faktum der allgemeinen morphologischen Gleichwerthigkeit zweier Organe nach bestimmten anatomischen Merkmalen feststeht, so kommt die Entstehungsgeschichte erst in zweiter Linie in Betracht. Ein Kern wird seinen allgemeinen Eigenschaften nach immer ein Kern bleiben, gleichviel, wie er entstanden ist, und das Gleiche gilt vom Mikrocentrum. Man wird einwenden, dass die auf verschiedenen Wegen entstandenen Zellenkerne eben einander nicht vollkommen gleichwerthig sind; dies ist gewiss richtig, aber die Mikrocentren der Leukocyten und Riesenzellen sind ebenso wenig unter einander vollkommen identisch. Ich habe aber gezeigt, dass die bei diesen beiden Zellenformen vorkommenden sehr verschiedenartigen Formen der Mikrocentren sich in eine fortlaufende Reihe ordnen lassen, an deren einem Ende die Mikrocentren des Leukocyten und der jungen Riesenzellen, sowie die kleineren Centralkörper-Nebengruppen stehen, während am anderen Ende die Centralkörper-Hauptgruppen der erwachsenen Megacaryocyten in ihren verschiedenen Formen bis zu den nur lose gebauten Centralkörperschaaren einschliesslich ihren Platz finden. Wegen der in einer solchen Reihe ganz allmählich stattfindenden Uebergänge ist für alle diese Bildungen die Bezeichnung Mikrocentrum wohl am Platze. — Also kann ich endlich nur zu dem Schluss kommen, das die von der Zahl der in Betracht kommenden Spindelpole gegen meine Darstellung abgeleitete Beweisführung Boveri's auch rücksichtlich der Mikrocentren nicht stichhaltig ist. Ausserdem zeigen die Beobachtungen Farmer's an Fossombronia direkt, dass ein einheitlich funktionirendes Mikrocentrum durch Zusammenlegung

mehrerer ursprünglich getrennter Centren entstehen kann (siehe oben S. 252), geradeso wie ich dies für die Knochenmarks-Riesenzellen dargestellt habe.

Ich will nun noch das Weitere kurz besprechen, was Boveri gegen die durchgängige morphologische Identität der Centralkörper und gegen meine Art der Beurtheilung der bei den Riesenzellen vorfindlichen Centralkörperhaufen vorbringt. Rücksichtlich des Thatsächlichen möchte ich noch einmal hervorheben, dass jeder Beobachter, der sich ein einigermaassen unbefangenes Anschauungsvermögen glücklich gerettet hat, bei der mikroskopischen Betrachtung die Gleichmässigkeit aller der von mir als Centralkörper bezeichneten Gebilde sofort anerkennen wird. Ausserdem habe ich ja auch die Entwicklungsgeschichte des Megacaryocyten genau verfolgt und konnte mich auf dem genetischen Wege auf das Sicherste überzeugen, dass die fraglichen Granula bei Leukocyten und Riesenzellen das Nämliche sind; ja, da die Riesenzellen im Knochenmarke aus Leukocyten hervorgehen, so stammen die Centralkörper der ersteren direkt von denen der letzteren ab. Ausserdem sind die kleinsten Formen der Riesenzellen überhaupt nur von einem mit dem Objekt ganz genau vertrauten Untersucher von Leukocyten zu unterscheiden: es herrscht eine ausserordentliche Uebereinstimmung im Bau des Kerns, der Zellsubstanz, hinsichtlich der Sphären und der Mikrocentren; nur dass die jungen Riesenzellen um ein Geringes grösser sind und anstatt 2, 3 oder 4 auch 5, 6 und mehr Centralkörper im Mikrocentrum aufweisen.

Boveri äussert sich nun bezüglich der Riesenzellen-Mikrocentren wie folgt (S. 67). „Es zeigt sich . . . . nicht das Mindeste, was auf irgend eine Zusammengehörigkeit zu einer Einheit schliessen liesse, sei es durch eine nachweisbare Verknüpfung, sei es durch irgend eine alle Körperchen umfassende, nur von einer Einheit ausgehbare Wirkung. Heidenhain hat zwar zum Beweis hierfür einen Fall beschrieben, wo die zu einem Haufen vereinten Körperchen zusammen das Centrum einer schwachen Strahlenfigur bilden. Allein es entspricht vollkommen allen sonstigen Erscheinungen der Astrosphärenbildung, dass eine Mehrzahl von Centrosomen, wenn sie sehr dicht benachbart sind, dadurch dass ihre Wirkungssphären fast zusammenfallen, eine einheitlich kuglige Ausbildung des Radiensystems um sich veranlassen.“ In dem zweiten Theil dieses Passus giebt Boveri offenbar schon den Anspruch auf irgend Etwas sagen zu wollen, was bei einem aufmerksamen Leser überzeugend wirken könnte. Denn allerdings müssen die „Wirkungssphären“ mehrerer Centralkörper, wenn sie sehr dicht benachbart sind, zusammenfallen; dadurch wird aber direkt bewiesen, dass mehrere eng benachbarte Centralkörperchen oder, wie Boveri will, „Centrosomen“ eine neue dynamische Einheit, in meinem Sinn: ein Mikrocentrum, bilden, denn die „Wirkung“ der ganzen Central-

körpergruppe (Centrosomengruppe) ist nunmehr so, als ob nur ein Centralkörper vorhanden wäre. Wenn nach Boveri die Erscheinungen einer gemeinschaftlichen, einheitlichen Strahlung bei Centralkörper- Haupt- und Nebengruppen, ferner die Erscheinung des Phänomens der koncentrischen Kreise (Fig. 17) und der Sphärenbildung (bei den Nebengruppen und den Mikrocentren junger Riesenzellen) nicht auf ein einheitlich „wirkendes" Centrum — Mikrocentrum — bezogen werden dürfen, dann soll Boveri doch sagen, was man unter der Phrase einer „nur von einer Einheit ausgehbaren Wirkung" verstehen soll. Ausserdem: Wenn wir den Gedankengang Boveri's ganz genau, mit voller Strenge verfolgen, dann sind natürlich die 2, 3 oder 4 Centralkörper des Leukocyten erst recht als ebensoviele „Centrosomen" anzusehen, denn es entspricht ja nach Boveri allen sonstigen Erscheinungen der Astrosphärenbildung, dass eine Mehrzahl von Centrosomen, wenn sie sehr dicht benachbart sind, dadurch, dass ihre Wirkungssphären fast zusammenfallen, eine einheitliche Strahlung, Sphärenbildung etc. erzeugen; wir haben aber beim Leukocyten Radiärfäden, die von 2, 3, 4 Centralkörpern ausgehen, sodass die gemeinschaftliche Strahlung aus 2, 3, 4 Sektoren besteht u. s. f.

Ferner halte ich es nicht für angebracht darin eine erhebliche Differenz zu sehen, dass ich wohl bei Leukocyten, nicht aber bei den Riesenzellen (Megacaryocyten) die primären Centrodesmosen auffinden konnte. Es kann dies für die Boveri'sche Auffassung, dass wohl die Mikrocentren der Leukocyten, nicht aber die der Riesenzellen Einheiten höherer Ordnung seien, in Wahrheit keinen Stützpunkt abgeben. Denn die Centralkörper-Brücken sind überhaupt schwer nachzuweisen und oft findet man sie auch bei solchen Zellen nicht, bei denen sie nachweislich doch vorhanden sind. Ich hatte es früher überhaupt für überflüssig gehalten in den Centralkörpergruppen der Knochenmarks-Riesenzellen nach den verbindenden Substanzbrücken genauer zu suchen, jetzt kann ich wenigstens soviel sagen, dass sie in den Nebengruppen mitunter gut sichtbar sind. Da jede irgendwie grössere Nebengruppe von auch nur 5—6 Centralkörpern von mehreren Spindelpolen sich herleiten muss, so stürzt die Boveri'sche Argumentation vollständig in sich zusammen, d. h. es liegt erstlich kein Grund vor, warum man die Centralkörperhaufen der Megacaryocyten nicht als Mikrocentren ansehen sollte, ja im Gegentheil, es sprechen viele haltbare Gründe dafür, und zweitens ergeben sich nach allem Angeführten die histologischen Elemente der Mikrocentren, die Centralkörperchen, als durchgehends gleichwerthige Bildungen.

Alles in Allem genommen, muss ich es als wilkürlich bezeichnen, wenn Boveri behauptet, dass ich durch

die Art der Parallelisirung von Centralkörpern und Mikrocentren bei verschiedenen Zellen „den Thatsachen Gewalt angethan“ „und die Verwirrung gar auf den Höhepunkt gebracht hätte.“

Schliesslich noch eine sachliche Bemerkung. Boveri hält es nicht für passend die „Centrosomen“ durch ihr Verhalten gegenüber den Farbstoffen zu charakterisiren. Da hat Boveri ganz recht, denn die Centrosomen sind ja bei ihm bald Sphären, bald Centralkörper oder Gruppen von solchen. Wie sollten aber die Sphären ebenso reagiren können wie die Centralkörper selbst? Insofern ist das „Centrosoma“ gewiss, wie der Autor sich ausdrückt, nicht verpflichtet sich in Eisenhämatoxylin zu färben. Aber die Centralkörper können durch eben diese Methode bei einer vorsichtigen Technik sehr gut zur Darstellung gebracht werden, und zwar so, dass sie eine übereinstimmende Erscheinungsweise zeigen. Da die Centralkörper ausserdem auch noch durch die Biondi'sche Lösung, durch das Ehrlich'sche Triacid, durch das Säureviolett, durch die Flemming'sche Färbung in der nämlichen Weise darstellbar sind, so kann man sagen, dass sie zum mindesten durch ihr Verhalten gegenüber einer solchen Kombination verschiedener Farbstoffe in tinktorieller Beziehung genügend charakterisirt sind.

Zusammenfassung und Schluss.

Ich komme nun dazu die vorstehenden etwas weitschichtigen Erörterungen zu einem Gesammtbild zusammenzufassen. Als Ausgangspunkt für diese Rekapitulation mag Boveri's Definition des „Centrosoma“ dienen. Diese lautet bekanntlich:

„Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweitheilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert.“

Boveri hat natürlich vollständig Recht, wenn er eine solche Definition nach allgemeinen physiologischen Gesichtspunkten giebt. Es ist z. B. keine Definition für den Zellenbegriff, zu sagen, dass die Zelle aus Kern und Protoplasma bestehe, denn hierdurch werden für den, der mit der Sache selbst noch nicht vertraut ist, nur zwei neue Unbekannte eingeführt. Die Definition der Zelle muss vielmehr ihren physiologischen Zweck in erster Linie berücksichtigen, und ganz ähnlich muss auch hier verfahren werden. Indessen fühle ich mich durch die Boveri'sche Aufstellung nicht im Geringsten befriedigt, besonders da, wie ich schon früher hervorhob, durch diesen Satz gleichwie durch einen Ukas die freien Rechte der Natur gefesselt werden sollen. Im Einzelnen habe ich Folgendes anzuführen.

Ich beanstande zunächst den Ausdruck „Centrosoma“, da er für gewisse Formen der cellulären Centralgebilde nicht passt (Riesenzellen, siehe oben) und wähle statt dessen den Sammelnamen „Mikrocentrum“.

Ferner halte ich den Passus „ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan“ für verfehlt, denn

1. es bleibt an sich unverständlich, warum ein Gegensatz zwischen einer entstehenden und einer fertigen Zelle konstruirt werden soll, wenn man nicht weiss, dass diese Art sich auszudrücken bei Boveri lediglich auf ein Sophisma (petitio principii, siehe oben S. 251) hinausläuft. Ausserdem haben fertige Zellen de facto häufig mehrfache räumlich getrennte Mikrocentren (Megacaryocyten, pflanzliche Zellen). Nimmt man als eine „entstehende“ Zelle im Sinne der Definition eine solche an, welche aus der Mitose zurückkehrt, so kommen der entstehenden Riesenzelle des Knochenmarks mehrere Mikrocentren zu. Das Gleiche wird wahrscheinlich bei manchen pflanzlichen Objekten der Fall sein.
2. Ferner muss man bei Vermeidung aller Voreingenommenheit sagen, dass es viel Konventionelles an sich trägt, wenn man bei einer Centralkörpergruppe von 2, 3, 4 Constituenten, — dies der gewöhnliche Fall bei ruhenden Zellen — nicht schlechtweg von 2, 3, 4 Centren spricht, sondern das Ganze ein einfaches Mikrocentrum nennt (siehe oben S. 253 f.). Die letztere Bezeichnung kann im Grunde genommen nur wegen der in der Statik und Dynamik der thierischen Zelle zu Tage tretenden physikalischen Einheit der Centralkörpergruppe gerechtfertigt werden, während wie früher hervorgehoben, die Organeinheit einer plurikorpuskulären Centralkörpergruppe gering ist. Es handelt sich in dem Mikrocentrum vielmehr um ein physikalisches, denn um ein morphologisches Individuum. Also wollen wir in der weiter unten noch unsererseits aufzustellenden Definition lieber nicht von dem „der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommenden“ Centralgebilde sprechen, weil dies sehr leicht zu gänzlich missverständlichen Auffassungen Veranlassung geben könnte.
3. Ausserdem kann ich nicht billigen, dass in die Definition die Bestimmung des cellulären Centralgebildes als eines dauernden Zellenorganes aufgenommen werden soll. Ich bin gewiss auch der Meinung, dass es sich hier um permanente Organe handelt; allein diese Frage ist noch immer nicht definitiv entschieden, und die Mikrocentren bleiben auf alle Fälle, sie mögen dauern oder nicht, das, was sie einmal sind und leisten so oder so dasselbe.

Weiterhin erkläre ich es für nicht zutreffend ausgedrückt, wenn das Boveri'sche „Centrosoma" oder das Mikrocentrum so schlechtweg als „ein durch Zweitheilung sich vermehrendes Zellenorgan" hingestellt wird. Denn hierdurch wird der Anschein erzeugt, als wäre von einer wahren Fortpflanzung die Rede, während die allein fortpflanzungsfähigen Gebilde ganz allein die Centralkörper sind, die ihrerseits erst wiederum die Elemente der bei ruhenden Zellen stets zusammengesetzten Mikrocentren vorstellen. Tritt die Zweitheilung oder Vermehrung des Mikrocentrums zu Beginn der Mitose ein, so handelt es sich nicht um die Fortpflanzung eines bestimmten morphologischen Individuums, sondern lediglich darum, dass die Centralkörpergruppe, welche in physikalischer Beziehung bisher eine Einheit vorstellte, nämlich den gemeinschaftlichen Angriffspunkt für die in dem zugehörigen centrirten Systeme ausgelösten Kräftewirkungen bildete, nunmehr in zwei derartige physikalische Einheiten, die Tochtermikrocentren zerlegt wird. Der Fortpflanzungsprocess, welcher dieser räumlichen Sonderung zu Grunde liegt und diese allererst möglich macht, hatte sich schon lange vorher, meist während der nächst vorangegangenen Mitose oder sogar noch früher, an den Centralkörpern vollzogen. Wir streichen somit auch den Passus „durch Zweitheilung sich vermehrend", da er zum mindesten sehr zweideutiger Natur ist, ausserdem aber den Thatsachen insofern direkt widerspricht, als beim Uebergang etwa eines Leukocyten oder rothen Blutkörperchens in die pluripolare Mitose die Mehrfachtheilung des Centrums ungeachtet des Boveri'schen Widerspruchs dennoch eintritt.

Am meisten begründet wäre noch die Aussage, dass die Mikrocentren „die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen" liefern. Schon Boveri hatte eine innere Beziehung zwischen der Orientirung der mitotischen Tochtercentren und der äquatorialen Einschnürung der Zellen erkannt. Welcher Art diese Beziehung sei, das ist erst von mir auf Grund des Spannungsgesetzes dargethan worden und ich habe kürzlich gezeigt, dass sich ein Modell zum Spannungsgesetz construiren lässt, das sich selbstthätig in zwei Hälften zerlegt, sobald sein Centrum getheilt wird. Allein die Boveri'sche Fassung wäre doch zu allgemein gehalten, denn „die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen" könnten in letzter Linie vielleicht, — einer herrschenden Anschauung zu Folge — die Kerne sein (?).

Ausserdem bin ich überhaupt nicht damit einverstanden, dass in einer Definition dessen, was man unter einem cellulären Centrum, dem Mikrocentrum, zu verstehen habe, die Beziehung zur Mitose den fast ausschliesslichen Gesichtspunkt der ganzen Auseinandersetzung abgiebt, wie dies bei Boveri der Fall ist. Gewiss ist die Beziehung zur

Mitose ungeheuer wichtig und bei der Erforschung der Centralgebilde wird die Untersuchung dieses Verhältnisses einen Hauptgegenstand ausmachen. Im Verfolg dieser Aufgabe bin ich selber dazu gekommen einen wesentlichen Schritt nach vorwärts zu thun, indem ich im Hinblick auf die so oft behandelte Dynamik der Zellentheilung mich veranlasst sah als ein nothwendiges Korrelat zu dieser Dynamik die Grundzüge einer Statik der ruhenden Zelle zu entwerfen. Wenn nun auch die specifische Abwägung der relativen Kräfteverhältnisse in diesem von mir aufgedeckten Zustande des statischen Gleichgewichts offenbar darauf angelegt ist, der nächsten Mitose vorzuarbeiten und ihr den regelrechten Ablauf zu sichern, so ist es doch nicht gerechtfertigt, das Mikrocentrum der ruhenden Zellen und die mit ihm in Zusammenhang stehenden Einrichtungen lediglich unter dem Gesichtspunkt der Mitose zu betrachten; vielmehr hat das Mikrocentrum auch ohne Rücksichtnahme auf die Theilungserscheinungen als ein integrirender Bestandtheil der cellulären Architektonik allen Anspruch auf Beachtung.

Ferner kommen bei „ruhenden" Zellen hier und dort Bewegungserscheinungen vor, bei denen das Mikrocentrum eine erhebliche Rolle spielt. Dies ist beim Leukocyten, bei dessen amöboider Bewegung nachgewiesenermaassen der Fall und kann vermuthet werden für die Chromatophoren der Fische und deren Pigmentwanderungen. Mithin ist das Mikrocentrum auch ausserhalb der Mitose unter Umständen nicht nur, wie schon erwähnt, für die normale Architektonik und die normale Vertheilung der Spannkräfte, sondern auch für die normale Funktion der Zelle von aktueller Bedeutung. Viele Autoren freilich neigen dazu das Mikrocentrum lediglich als „Theilungsorgan" anzusehen, ein Ausdruck, hinter dem bei Lichte besehen, recht wenig steckt, ausser man stellt sich auf den früheren Standpunkt Boveri's und nimmt an, dass dieses Organ die Mitose „beherrscht". Im Gegensatz hierzu möchte ich gelegentlich der Aufstellung einer näheren Definition für den Begriff „Mikocentrum" das Verhältniss zur Mitose nicht in den Vordergrund drängen, da meiner Meinung nach die Rolle des Centrums während der Zellenruhe und während der Zellentheilung im Princip die nämliche ist. Die Mitose erscheint dann lediglich als ein Specialfall der Verwerthung der Centren.

Welche positive Daten sollen aber in eine solche Definition hereingenommen werden? Ich glaube, diese Frage kann in einer sehr einfachen Weise beantwortet werden. Wenn man von allgemeinen physiologischen Gesichtspunkten ausgeht, so kann man, wie ich schon in meinen früheren Arbeiten dargethan habe, „die Centralkörper, bezw. die Mikrocentren auch als celluläre „Insertionsmittelpunkte" bezeichnen. Denn sie stehen im Mittelpunkte eines Systems centrirter Zellenfäden und ihre Ober-

fläche dient diesen letzteren zur Insertion.“ In diesen Worten ist eigentlich alles enthalten, was zu einer Definition dienen kann, nur muss die Fassung verbessert werden. Der Ausdruck „Insertionsmittelpunkt“, der gelegentlich noch immer Verwendung finden kann, ist vielleicht nicht ganz geschickt. Ausserdem ist die hier vorliegende histologische Auffassung der centrirten Systeme vielleicht manchen Autoren nicht genehm. Also wird man vielleicht sagen können:

„Unter einem Mikrocentrum soll ein Organ der Zelle verstanden werden, welches die Angriffspunkte eines centrisch geordneten Systems motorischer Kräfte der Zellsubstanz auf sich vereinigt.“ Hiermit ist gesagt, dass das Mikrocentrum wie ein Zünglein in der Wage zwischen diesen Kräften schwebt[1]). Der Untersucher wird nachdrücklich darauf verwiesen, zwischen der Zellsubstanz und den Centren zu unterscheiden, damit er nicht in den Fehler Boveri's verfalle, beides zu verwechseln. Dagegen wird von der genaueren histologischen Konstitution nicht gesprochen, da diese verschieden sein kann. Ausserdem ist die Fassung des Satzes derart, dass der Leser bereits darauf aufmerksam gemacht wird, wie bei der mechanischen Kalkulation, d. h. der physikalischen Berechnung, das Mikrocentrum durch einen geometrischen Punkt ersetzt werden kann, welcher alsdann unter dem Bilde des gemeinschaftlichen Angriffspunktes aller centrirten Kräfte erscheint.

Diese Erklärung lautet allerdings ganz anders als diejenige Boveri's. Wenn in der Definition dieses Autors die Beziehung des Centrums zu den charakteristischen in der Richtung der Radien sich entfaltenden Kräftewirkungen keine Erwähnung findet, so halte ich dies für einen grundsätzlichen Fehler. Denn der Umstand, dass bei Boveri allgemein von „dynamischen Centren“ die Rede ist, bietet für diese Unterlassung keinen Ersatz. Bei mir ferner wird lediglich das hervorgehoben, was in jedem Zustande des Zellenlebens, während der Zellenruhe und der Zellentheilung, durchgehend als das Wesentliche erscheint, sobald überhaupt von einer Leistung des Mikrocentrums für das Leben gesprochen werden darf.

Das Wesentliche finde ich also darin, dass das celluläre Centrum oder Mikrocentrum für eine ganze Reihe einzelner Kräftewirkungen, welche sämmtlich auf die Bewegung des Zellinhaltes abzielen, den gemeinschaftlichen und daher im allgemeinen centralgelegenen Ort des Angriffs abgiebt. Erst durch die Existenz eines solchen Organs werden die betreffenden Einzelkräfte zu einer systematischen,

[1]) Mit dem obigen Satze wird aber natürlich nicht gesagt, dass bei Gegenwart eines Mikrocentrums jeder Zeit eine radiäre histologische Differenzirung vorhanden sein müsse, denn es ist denkbar, dass Zustände vorkommen, wo das Centrum funktionslos ist und eine centrische Kräftewirkung ebensowohl wie eine radiäre Differenzirung fehlt.

nämlich centrischen Ordnung zusammengefasst. Hierdurch werden dann aber diese Einzelkräfte gleichzeitig in eine bestimmte gegenseitige Abhängigkeit gebracht, da die Kraftwirkung sich durch Vermittelung des Centrums von einem Sektor der Zelle auf den anderen fortpflanzt. An einem solchen Kräftesystem ist ferner erst dadurch, dass dessen specifische, centrische Ordnung jederzeit durch die Gegenwart des Mikrocentrums verbürgt wird, der Eintritt einer inneren Koordination der Kräftewirkungen möglich und das Gesetz dieser Koordination ist das Spannungsgesetz.

Es bleibt noch übrig mit kurzen Worten auf die Centralkörper und ihr Verhältniss zu den Mikrocentren zurückzukommen. Eine detaillirte histologische und physiologische Charakteristik der Centralkörper habe ich bereits früher gegeben und in dieser Arbeit wiederum zum Abdruck gebracht (S. 247 u. 248). Ich möchte indessen diese Charakteristik in der Art neu abfassen, dass sie der obigen Definition der Mikrocentren ergänzend an die Seite gesetzt werden kann. Somit würde ich mich etwa wie folgt ausdrücken:

Unter Centralkörpern wollen wir die in den Mikrocentren vorfindlichen histologischen Elemente verstehen, welche der Gestalt nach sich als solide, specifisch färbbare, meist kuglige Granula von sehr geringer Grösse darstellen und die deutlichen Charaktere besonderer Individuen an sich tragen, insofern sie nämlich die Fähigkeiten der Assimilation, des Wachsthums und der Fortpflanzung besitzen, Eigenschaften, durch welche sie ihrerseits das Wachsthum und die Theilungsfähigkeit der aus ihnen gebildeten Mikrocentren gewährleisten.

Würzburg, Anfang September 1896.

Literaturverzeichniss.

1. Bolles Lee: Sur le nebenkern et sur la formation du fuseaux dans les spermatocytes des Helix. La cellule I. XI.
2. Boveri: Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXIX. Bd. 1895.
3. Brauer: Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
4. H. Braus: Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneies. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XXIX. N. F. XXII.
5. De Bruyne: La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctif. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 1895.
6. Bühler: Protoplasmastruktur in den Vorderhirnzellen der Eidechse. Verh. d. Phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXIX. Bd. 1895.
7. Dehler: Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 46.
8. Derselbe: Beitrag zur Kenntniss vom feineren Bau der sympath. Ganglienzelle des Frosches. Ibidem.
9. von Erlanger: Neuere Ansichten über die Struktur des Protoplasmas etc. Zoolog. Centralbl. III. Jahrg. 1896.
10. Derselbe: Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. Biol. Centralbl. Bd. 15, 1895.
11. Farmer: Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage. Flora 1895.

12. Derselbe: On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Annals of Botany. Vol. IX. 1895.

13. Guignard: L'origine des sphères directrices. Journal de Botanique. 1874.

14. Gulland: On the granular leukocytes. Journ. of Phys. Vol. XIX.

15. M. Heidenhain: Ueber Kern und Protoplasma 1892. Leipzig, Wilhelm Engelmann.

16. Derselbe: Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 43.

17. Derselbe: Cytomechanische Studien. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 1.

18. Derselbe: Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin etc. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie. Bd. XIII. 1896.

19. Derselbe in Gemeinschaft mit Dr. Th. Cohn: Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos etc. Siehe die diesem Artikel voranstehende Arbeit.

20. Herla: Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride Mégalocéphale. Arch. de Biol. I. XIII. 1893.

21. von Kostanecki und A. Wierzejski: Ueber das Verhalten der sogen. achromat. Substanzen im befruchteten Ei. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896.

22. von Kostanecki: Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Anzeiger d. Acad. der Wiss. in Krakau. (Die ausführl. Arbeit polnisch in den Abhandlungen der Krakauer Akademie von 1895).

23. von Lenhossék: Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 46, 1895.

24. C. F. W. Mc Clure: On the presence of centrosomes and attraction spheres in the Ganglion cells of Helix pomatia, with remarks upon the structure of the cell Body. The Princeton College Bulletin. Vol. VIII. 1896.

25. Mead: Some observations on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergmentaceus. Journ. of Morphology. Vol. X. 1895.

26. Niessing, Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXVI.

27. Prenant, Sur le corpuscule central. Extract du Bull. de la Société des Sciences de Nancy. 1894.

28. vom Rath: Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 46. 1895.

29. Derselbe: Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoolog. Bd. 57. 1893.

30. Derselbe: Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea etc. Ibidem. Bd. 60. 1895.

31. Reinke: Zellenstudien II. Arch. f. mikr. Anat. Band 44. 1894.

32. Derselbe: Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. d. königl. preuss. Akad. d. Wiss. 1895. XXX.

33. J. Rückert: Zur Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anz. 1895. X. Band.

34. Luigi Sala: Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Archiv für mikr. Anat. Bd. 44.

35. von Siedlecki: Ueber die Struktur und Kerntheilungsvorgänge bei den Leukocyten der Urodelen. Anzeiger der Akad. der Wissensch. in Krakau. 1895. Ausführl. Arbeit mit schönen Abbildungen in den Abhandl. der Akademie von 1895.

36. Spuler: Beiträge zur Histiologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. Anatom. Hefte 1896.

37. Strassburger: Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. 1895.

38. van der Stricht: La maturation et la fécondation de l'oeuf d'Amphioxus lanceolatus. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 1895.

39. Waldeyer: Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsch. med. Wochenschr. 1895. Nr. 43 ff.

40. Wheeler: The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. Journ. of Morphol. Vol. X. 1895.

41. Wilson and Mathews: Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. Journ. of Morph. Vol. X. 1895.

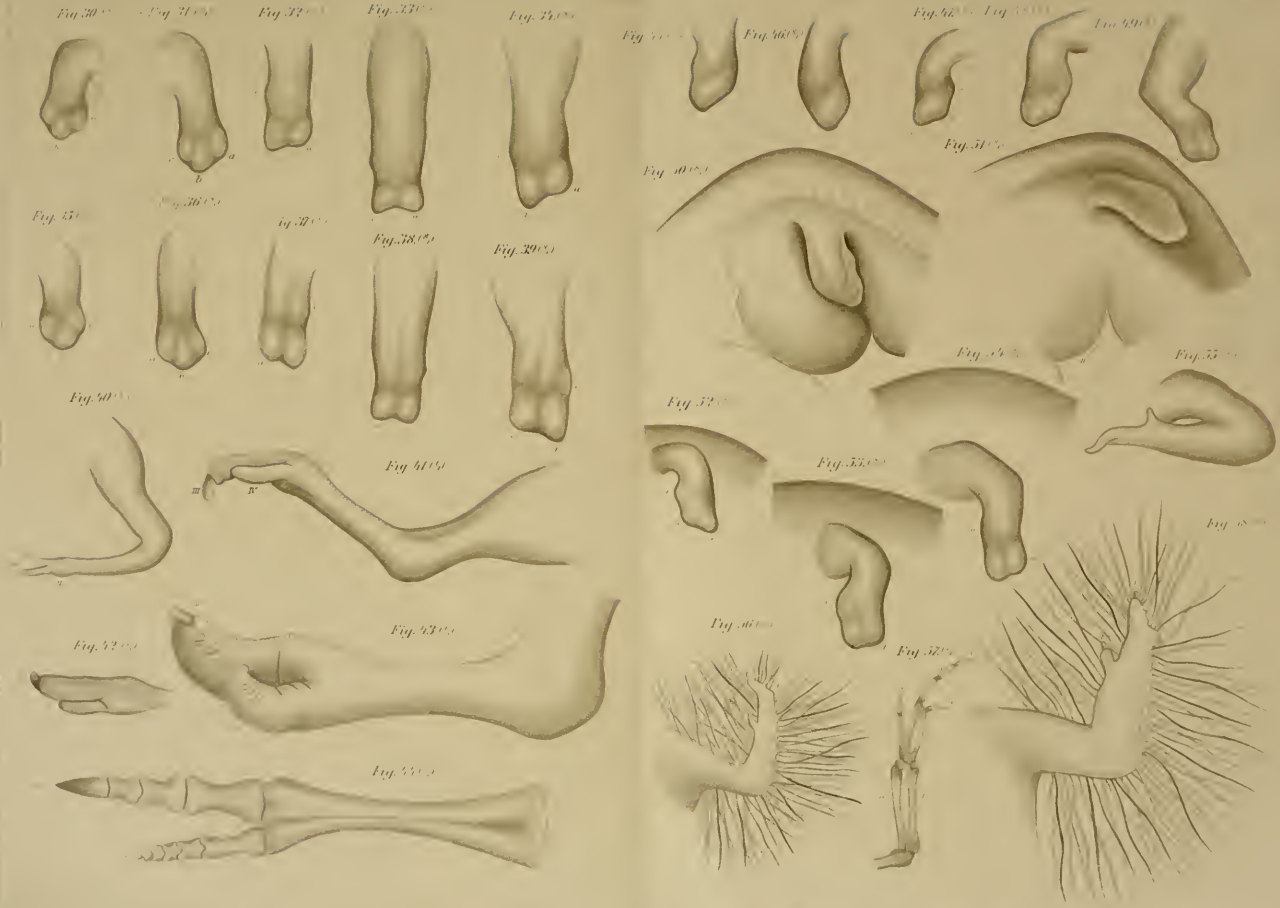
42. Wilson: Archoplasme, Centrosome and Chromatin in the Sea Urchin Egg. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895.

43. H. E Ziegler: Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhand. d. Deutsch. zoolog. Gesellsch. 1895.

44. K. W. Zimmermann: Studien über Pigmentzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.

Gustav Fischer.

EMYS LUTARIA TAURICA.

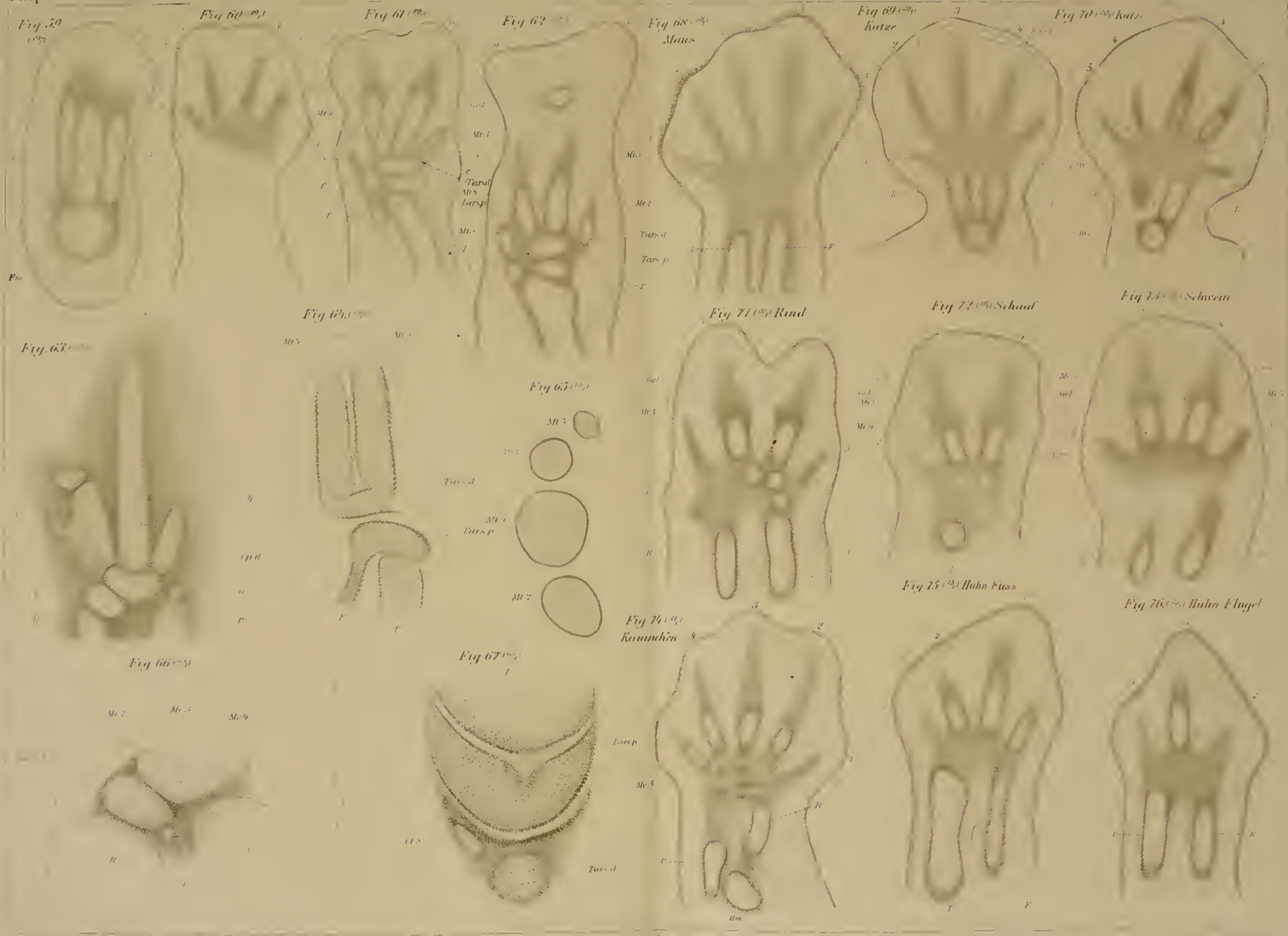


Fuss

Flügel

Gustav Fischer

STRUTHIO CAMELUS.



Gustav Fischer

STRUTHIO CAMELUS

Fig. 1.
a
b

Fig. 2.

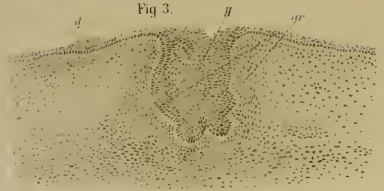


Fig 3.
d
ll
gr
sl

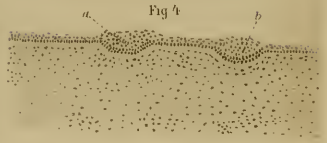


Fig 4
a
b

Fig. 5

Fig. 6.
a
b

Fig 11
gr
d
gr
d

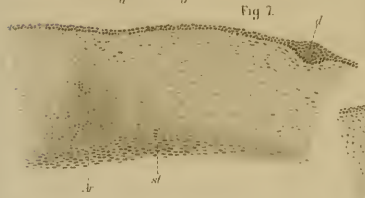


Fig. 7.
d
sl

Fig. 12
d
sl

Fig. 8.

Fig 9
sl
gr
sl

Fig. 13.

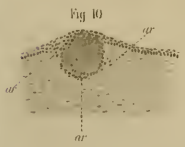


Fig 10
gr
sl
gr

Fig 14
d
d

Fig 15

Fig 17

x
Fig 16.

Fig 18.

Fig 19.

Fig 23
a
b
c
d

Fig 20

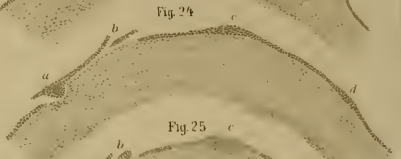


Fig 24
a
b
c
d

Fig 21.

Fig. 25
a
b
c
d

Fig. 26.

Fig. 22.
a
b

Fig. 27
a
b
gr
c
sl

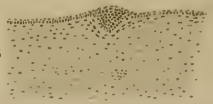


Fig. 28

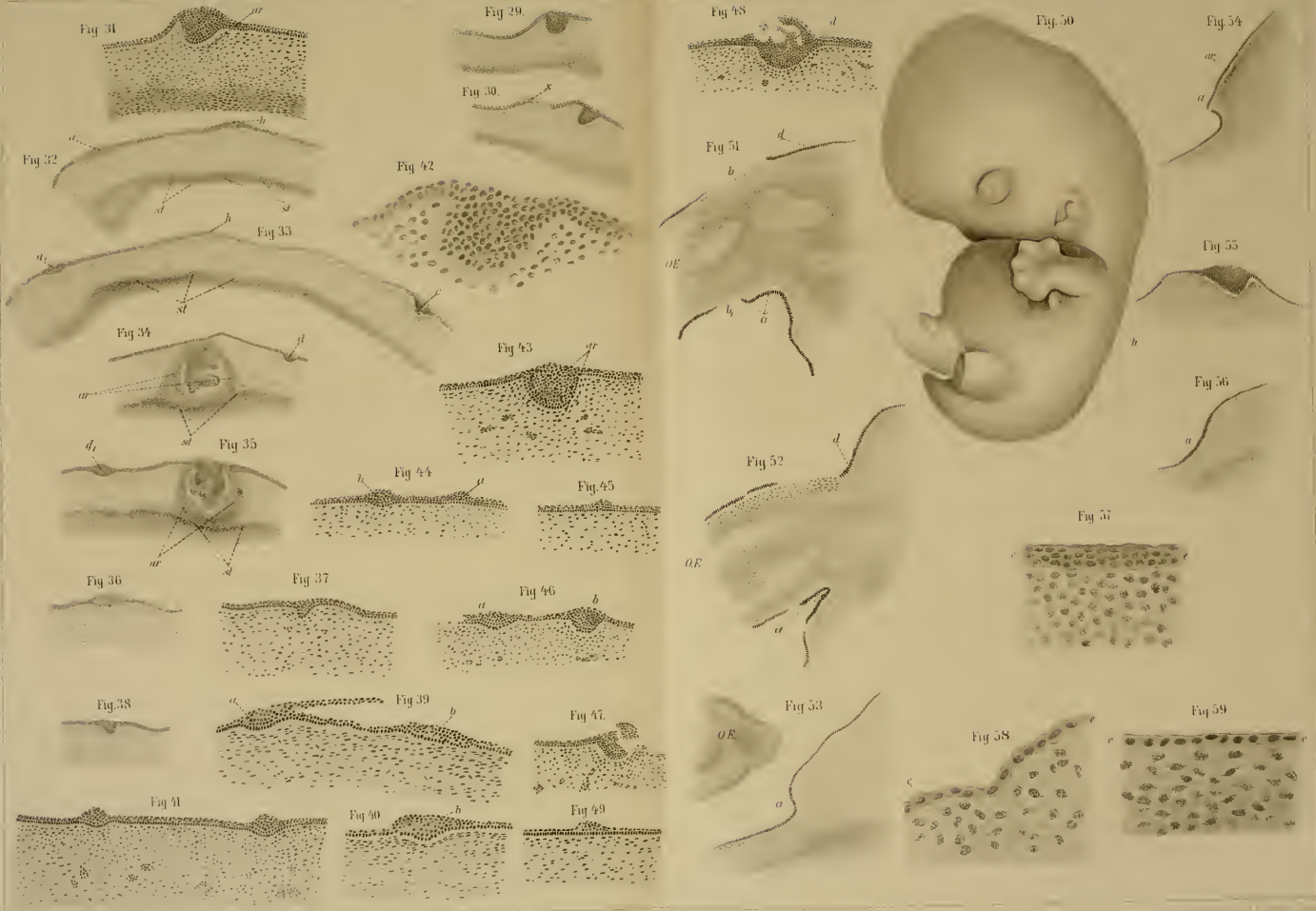


Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59

Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme

von

Dr. **Martin Heidenhain,**

Docent und Prosector in Würzburg.

Mit 27 Abbildungen im Text.

Auf der letzten Anatomen-Versammlung zu Berlin habe ich ein neues Modell zur Illustration des Spannungsgesetzes vorgelegt und den Grundzügen nach besprochen. Leider musste das Manuskript des betreffenden Vortrages abgeliefert werden (Nr. 8), ohne dass ich die vollständige Beschreibung des neuen Apparates gleich hätte mitgeben können, denn die definitive Form desselben stand damals noch nicht ganz fest und die Ausführung der nöthigen Abänderungen durch den Mechaniker hat hinterher noch längere Zeit in Anspruch genommen. So ist es mir erst heute möglich das Versäumte nachzuholen; gleichzeitig erlaube ich mir unter Bezugnahme auf die Versuche, die mein Apparat ermöglicht, einige bisher noch nicht erörterte Momente der cellulären Statik und Dynamik zur Besprechung zu bringen.

Im Voraus sei bemerkt, dass ich gelegentlich dieses Aufsatzes nicht die Absicht habe mich in eine detaillirte Polemik, welche die Zellenmechanik betreffen müsste, einzulassen, denn man kann fast mit Sicherheit voraussagen, dass im Verlauf der nächsten Jahre die Zahl derjenigen Untersuchungen, welche sich gegen meine theoretischen Ausführungen erheben werden, noch beträchtlicher als bisher anwachsen wird. Es liegt somit weder in meinem noch auch im allgemeinen Interesse, in der Zwischenzeit fortlaufend neue ausgedehnte literarische Kämpfe heraufzubeschwören; vielmehr erscheint es mir angemessen, erst dann

in eine ausführliche Beantwortung der gegnerischen Schriften einzutreten, wenn die gegenwärtige Entwicklung in ein ruhigeres Fahrwasser eingetreten sein wird. Ausserdem will es mir scheinen, dass diejenigen Autoren, die mit meinen Auseinandersetzungen nicht einverstanden sind, sich auf leichte Weise die von mir zu erwartenden Einwendungen vorstellig machen könnten, wenn sie sich die Mühe nehmen wollten, meine in Frage stehenden Darlegungen von meinem Standpunkte aus wirklich einmal gründlich nachzurechnen. Ferner vollzieht sich auf dem in Betracht kommenden Gebiete der Zellenlehre eine fortwährende reichliche Produktion neuen Thatsachen-Materials und auch dies ist für meine Absichten günstig, da immerfort neue Daten zum Vorschein kommen, welche meiner cellular-mechanischen Theorie entsprechen. Schliesslich vertreten bereits einige Autoren den von mir selber eingenommenen theoretischen Standpunkt und ich möchte vor allem den in Gang begriffenen Publikationen dieser Autoren den Vortritt lassen. Inzwischen sei mir gestattet, meine Theorie in positivem Sinne weiter zu entwickeln und nebenbei wenigstens einigen laut gewordenen Zweifeln zu begegnen.

Ich denke, wie früher schon (Nr. 6, 7, 8 und 10), auch ferner noch zu zeigen, dass eine sehr bedeutende Reihe von Einzelthatsachen der Zellenlehre unter dem Gesichtspunkte des Spannungsgesetzes einer gemeinsamen ursächlichen Beurtheilung fähig ist. Ich möchte hier daran erinnern, dass noch Niemand vor mir daran gedacht hatte, eine so grosse Summe scheinbar ganz zusammenhangsloser und noch dazu zum Theil sehr unscheinbarer Daten der Cellularhistologie und -Physiologie auf Grund eines gemeinsamen Principiums der Kausalität zu einem einheitlichen Bilde zusammenzufassen. In dieser Beziehung werden meine Schriften, wie ich hoffe, stets vorbildlich bleiben. Eine Reihe derartiger Daten, welche die ruhende Zelle betreffen, sei hier zunächst zusammengestellt.

Niemals vor mir war erwogen worden, welches in mechanischem Sinne der natürliche Ort des Kerns sei und ob eine bestimmte Ursache namhaft gemacht werden könne, welche jeweilen die Lage des Kerns bedingt. Dass nun der Kern bei einfachen Zellformen stets excentrisch liegt, ist eine Entdeckung, die erst durch mich bei dem Versuch, die physiologische Verfassung der ruhenden Zelle zu ergründen, ans Licht gezogen wurde (Nr. 6, S. 490 ff; Nr. 7, S. 493 ff). Denn vorher war das Faktum selbst wohl schon unzählige Male zeichnerisch wiedergegeben worden; dass aber hierin eine Thatsache von der grössten physiologischen Bedeutung enthalten sei, das war noch Niemandem zum Bewusstsein gekommen. So habe ich dann zunächst die excentrische Lage des Kerns mit der nachweislich centripetal gerichteten Bewegungstendenz des Mikrocentrums in kausalen Zusammenhang gebracht und gezeigt, dass es ein Gesetz giebt, das Spannungs-

gesetz, durch welches das Mikrocentrum nach der Zellenmitte, der Kern nach der Peripherie getrieben wird. Hierbei werden gleicherzeit die drei kritischen Punkte der Zelle, die Mitte des Kerns, die Mitte des Mikrocentrums und die Zellenmitte, auf eine gerade Linie eingestellt, welche ich als Zellenachse (Hauptachse, **Radius vector**, erster Leitstrahl) bezeichnete (Nr. 6, S. 708; Nr. 7, S. 497; Nr. 10). Ich habe dann wahrscheinlich gemacht, dass auch die äussere Gestalt der ruhenden Zelle durch dieses Gesetz beeinflusst wird (Nr. 7, S. 514), da sie nämlich bei excentrischer Lage des Mikrocentrums sich in der Richtung ihrer Achse zu verlängern strebt, eine Thatsache, von welcher noch weiter unten die Rede sein wird. Ferner führte ich die äussere Gestalt des Kerns, speciell die bei dem Leukocyten zu beobachtende Polymorphie desselben und seine amitotische Fragmentirung auf das Spannungsgesetz zurück (Nr. 6, S. 508 ff, Nr. 7, S. 511) und erklärte ebenso das merkwürdige Faktum, dass das Mikrocentrum zwar in die nächste Nachbarschaft des Kerns eintreten, nicht aber an die Kernwand selbst sich anlagern kann (Nr. 7, S. 529 f). Schliesslich zeigte ich neuerdings (Nr. 10), wie eben dasselbe Gesetz die gegenseitige Orientirung doppelter Centralkörper mitbedingt und dass es nur ein verschiedenartiger Effekt der nämlichen kausalen Wirkungsweise ist, wenn die Stellung zweier Centralkörper beim Leukocyten variabel, bei der Cylinderzelle in bestimmter Richtung fixirt erscheint.

Es können somit schon an der ruhenden Zelle eine grosse Reihe von Thatsachen namhaft gemacht werden, welche sich dem Spannungsgesetze fügen oder von ihm beherrscht werden, wobei ich hervorhebe, dass an die genetische Zusammengehörigkeit so vieler höchst verschiedenartiger Einzelfakta früher nicht gedacht worden ist. Die grundsätzliche Bedeutung meiner theoretischen Ausführungen über die ruhende Zelle ist aber in dem Nachweis enthalten, dass ihre gesammte Verfassung [1]) einem Grundgesetz, dem Spannungsgesetz, unterthan ist, durch welches eine bestimmte Form des physikalischen Gleichgewichtes des Zellinhalts garantirt wird.

Der Nachweis eines solchen Gleichgewichtes ist objektiv erbracht, da die konstante Lagerung der drei kritischen Punkte auf dem Radius vector der Ausdruck dieses Gleichgewichtes ist. Es ist mithin möglich, auch ohne irgend eine specielle Vorstellung von den im Gleichgewicht stehenden Kräften zu entwickeln, etwas über die Ver-

[1]) Der Begriff der „Verfassung“ wird hier nicht zufällig, sondern mit besonderer Absicht auf den physiologischen Status der ruhenden Zelle angewendet, um zu bezeichnen, dass den morphologischen Anordnungen eine physiologische Konstitution bestimmter Art entspricht, welche durch ein organisches Grundgesetz „verfassungsmässig“ garantirt ist.

theilung dieser Kräfte im ruhenden Zellkörper auszusagen; es muss nämlich zu beiden Seiten jeder Ebene, welche durch die Zellenachse hindurchgelegt wird, die auf Kern und Centrum wirkende Kräftesumme die gleiche sein (vergl. Nr. 6, S. 506; Nr. 8, S. 68). Dieses Symmetriegesetz der Kräfte ist Ursache der genuinen Symmetrie der Zelle (Nr. 6, S. 705 ff). Ebenso dürfte kein Widerspruch sich gegen die Behauptung erheben, dass gewisse langsame typische Bewegungserscheinungen im Zellenleibe (wie z. B. die Bewegung des Centrums gegen die Zellenmitte, die des Kerns nach der Peripherie) dadurch bedingt sind, dass die Zellbestandtheile sich der Gleichgewichtslage zu nähern suchen, so lange bis sie diese erreicht haben. Während somit früher immer nur von der Dynamik der Zelle, insbesondere der Mitose, die Rede war, betrachte ich grundsätzlich auch den anfänglich gegebenen statischen Zustand und bin somit der Erste, der die Lehre von der **Statik der ruhenden Zelle** vertritt, mit der Behauptung, dass diese die Grundlage für die Dynamik der Mitose sein müsse. Dies unterscheidet meine theoretischen Ausführungen scharf von denen aller anderen Autoren, dass ich jede Bewegung des Zellinhaltes als eine Störung eines vorher vorhandenen Gleichgewichtes auffasse und zu zeigen versuche, wie die aus jener Störung resultirende Bewegung wiederum zu einer neuen Gleichgewichtslage führen muss.

Was nun speciell das Spannungsgesetz anlangt, so repräsentirt diese Theorie, wie ich denke, die einfachste Annahme, welche in Betreff der von dem Centrum ausgehenden Strahlen gemacht werden kann. Dass diese Strahlen, wenn ihre kontraktile Natur zugegeben wird, sobald sie gleich lang sind, die gleiche Spannung besitzen und mithin jeweilen bei gleicher Länge auch die gleiche Kräftewirkung haben müssen, sollte sich fast von selbst verstehen. Indessen erfuhr dieses Gesetz durch mich eine specielle Begründung, die ich der besonderen histologischen Erscheinungsweise der Radiärsysteme entnahm (Nr. 6, S. 498 ff). Es ist nun zwar kein Zustand der Zelle denkbar, in welchem einmal alle Radien gleichlang wären; sie werden de facto in der Zelle ungleich lang getroffen, da sie unter verschiedenartigen Bedingungen stehen. Meine Hypothese sagt aber aus, dass die absolute Länge aller Radien die nämliche sei. Dieser Satz soll aber richtig verstanden werden; denn in der Natur sind niemals zwei Dinge einander vollkommen gleich, sondern immer werden wenigstens geringe Verschiedenheiten vorhanden sein müssen. So würden auch die Radiärstrahlen, wenn wir sie wirklich vom Standpunkt des Absoluten aus betrachten könnten, bezüglich ihrer wahren Länge geringe Unterschiede aufweisen, nur sind diese so klein anzunehmen, dass sie bei den für gewöhnlich vorkommenden Berechnungen

ausser Acht gelassen werden können.[1]) Doch habe ich gezeigt, dass besondere Verhältnisse im Zellenorganismus vorkommen, die gerade eben durch die geringen Verschiedenheiten der Radien ihre ursächliche Erklärung finden (Polymorphie des Kerns).

Können nun solche Kontraktionserscheinungen und Kräfteproduktionen, welche eventuell auf Grund specifischer die Zellsubstanz treffender Reizwirkungen zu Stande kommen könnten, ausgeschlossen werden, dann ist die nothwendige Folge des Spannungsgesetzes, dass jeder einzelne Radiärstrahl bei einer beliebig gewählten, bestimmten Stellung des Centrums nicht eine beliebige, sondern eine bestimmte Kraftwirkung hat. Diese würde sich ihrem wahren Maasse nach ermitteln lassen, wenn wir über die elastischen Eigenschaften der Zellsubstanz etwas Genaueres wüssten; da dies nicht der Fall ist, so kann die Wirksamkeit des einzelnen Radius vorläufig nur ungefähr im Verhältniss zu den übrigen nach seiner messbaren Länge taxirt werden, da nach dem Spannungsgesetz immer der längere Radius den stärkeren Bewegungseffekt hervorzubringen vermag. Das Spannungsgesetz besagt also nicht allein, wie Einige zu meinen scheinen, dass die Radien in Spannung befindlich sind, — denn mit dieser Aussage allein wäre kein Gesetz beschrieben, sondern es wird behauptet, dass bei jedem erdenklichen Zustand der ruhenden oder in Theilung begriffenen Zelle, sofern specifische Erregungen der Zellsubstanz ausgeschlossen werden können, die Kräfte (Spannungen) aller Radien jeweilen in einer ganz bestimmten Weise gegen einander abgemessen sind, so zwar, dass, wenn die Radien sich sämmtlich auf dieselbe Länge reduciren liessen, sie die gleiche Spannung aufweisen würden.

Es wird dies, wie mir scheint, ganz allgemein übersehen, dass es in Ansehung der cellularen Mechanik nicht bloss unsere Aufgabe ist, allgemein zu zeigen, dass die Radiärstrahlen eine Wirkung auf die Centren, den Kern und den Zellumfang haben, durch welche Bewegungen dieser Theile erzeugt werden; vielmehr ist das eigentliche mechanische Problem darin enthalten, nachzuweisen, wie in jedem Zustande der Zelle aus der Summe der gesetzlich bestimmten Einzelwirkungen **aller** Radien eine bestimmte Resultante der Bewegung oder ein Gleichgewichtszustand folgt. Es muss mithin ein Gesetz angegeben werden, nach welchem die Kraftentfaltung jedes einzelnen Radius zu jeder Zeit normirt wird und dies Gesetz ist nach meiner Meinung das Spannungsgesetz. Ohne die Angabe eines solchen Gesetzes ist die Entwicklung einer cellularen Mechanik unmöglich und wenn in der Literatur von

---

[1]) Man kann die absolute Länge der Strahlen gleich $x + a$, $x + b$, $x + c$ u. s. f. setzen, wobei a, b, c . . . . — kleine, aber verschieden grosse Bruchteile von x vorstellen. Diese Formulirung würde dem realen Verhältniss in Wahrheit allein angemessen sein (vgl. Nr. 10).

den Bewegungseffekten, die durch die Radiärstrahlen zu Stande kommen, gesprochen wird, so laufen solche Erwägungen fast immer darauf hinaus, in willkürlicher Weise einzelne Strahlengruppen für eine bestimmte Bewegung in Anspruch zu nehmen, während doch bei jeder denkbaren Bewegung und bei jedem denkbaren Zustande des Gleichgewichtes die Kräftewirkungen aller Radien betheiligt sind, welche sich zu einer gemeinsamen Resultante zusammenlegen.

Meine Bemühungen gingen dahin, die cellulare Statik und Dynamik einer rein physikalischen, einer mathematischen Fassung näher zu bringen. Obwohl wir hiervon nun himmelweit entfernt sind, so geht aus der Art meiner Darstellung doch hervor, dass für jeden Zustand des Gleichgewichtes eine Gleichung der Kräfte vorhanden sein muss, deren algebraische Fassung in allgemeinster Form für einen Physiker von Fach vielleicht möglich wäre. Ja, dass überhaupt ein mathematisches Kalkül hier und dort schon jetzt möglich ist, habe ich für einen bestimmt angenommenen Fall, welcher der ungefähren Berechnung der am ruhenden Muttermikrocentrum ausgeübten relativen Kräftewirkungen dienen sollte, bereits nachgewiesen (Nr. 7, S. 537 ff).

Da nun die exakte physikalische Berechnung mangels der nöthigen Unterlagen noch nicht möglich ist, so habe ich die Zustände des Gleichgewichtes und der Bewegung, welche an den centrirten Systemen wahrnehmbar sind, in anderer Weise zur unmittelbaren Anschauung gebracht, indem ich einen idealen Zellendurchschnitt, welcher dem Spannungsgesetz gehorcht, im Modell konstruirte (Nr. 7, S. 523 ff); da die kontraktile Fibrille von jeher, seit Jahrzehnten, bei den Physiologen einem Gummifaden verglichen worden ist, so wurden in dem Modell die Radiärstrahlen durch Gummifäden ersetzt. Der Wert einer solchen Demonstration am Modell ist darin enthalten, dass für den Physiker von Fach die durch dasselbe veranschaulichten statischen und mechanischen Phänomene exakt zur Berechnung gebracht werden könnten. Wäre es möglich hier die entsprechenden Formeln zu finden, so wäre es vielleicht auch denkbar, dass nach genauer Ergründung der Elasticitätsverhältnisse des Muskelfadens in jene Formeln die wahren Werthe eingesetzt werden könnten. Wie dies alles im Einzelnen in Angriff genommen werden müsste, darüber kann ich zur Zeit keine Auskunft geben. Indessen müssen bei der Darstellung umfangreicher Hypothesen wenigstens zugleich die Wege aufgezeigt werden, die in Zukunft zu weiteren Fortschritten, zu einer Befestigung und Vertiefung unseres theoretischen Wissens führen können; und dafür mögen die obigen Andeutungen genügen.

Es ist nun mehrfach behauptet worden, dass die Radien nicht durch kontraktile Kraft wirken, sondern durch eine „Propulsionskraft", und dies wäre ein Princip, welches dem in meiner Theorie zur Verwerthung gekommenen direkt entgegengesetzt sei; darum, — so wird

gefolgert, — seien meine theoretischen Betrachtungen unbrauchbar. Dies ist nicht richtig! Wenn wir eine Waage haben, so bleibt die Gleichung der Kräfte dieselbe, ob wir nun an den Waagschalen durch Zug oder durch Druck wirken; mithin ist von vornherein klar, dass, an vielen Stellen wenigstens, der allgemeine Sinn der mechanischen Betrachtung sich nicht ändern wird, ob nun Propulsions- oder Kontraktionskräfte zu Grunde gelegt werden. Führt daher Jemand eine „Propulsionskraft" der Radien ein und setzt an die Stelle des Spannungsgesetzes ein analoges Gesetz, nach welchem die Kraftwirkung des einzelnen Radius jederzeit normirt wird, so würde ich darin nur eine Abänderung meiner Theorie erblicken. Ich für meinen Theil konnte dem Hereinziehen von „Propulsions"-, „Repulsions"- oder „Attraktionskräften" bisher keinen Geschmack abgewinnen. Mir scheint es das Naheliegendste zu sein, dass man sich an diejenigen Kräfte hält, welche in der Fachphysiologie bekannt sind, nicht aber an solche, die nur in den Schriften einiger weniger anatomischer und zoologischer Autoren eine fragwürdige Existenz führen.

Viele Einwendungen gegen das Spannungsgesetz sind von den histologischen Strukturverhältnissen der Zellen abgeleitet worden. Wenn nun die Autoren meine den Bau des Leukocyten betreffenden Angaben in Zweifel gezogen haben, so kann ich hierauf kein Gewicht legen. Ich habe diese Untersuchungen an weissen Blutkörperchen, welche aus dem Jahre 1891 stammen, zweimal in verschiedenen Jahren von Grund aus wiederholt und bin dabei zu denselben Resultaten gekommen; ausserdem hat Siedlecki (Nr. 17) alle meine Angaben bis ins Einzelne bestätigt und so haben sie die genügende objektive Sicherheit. Auf einige Details werde ich weiter unten noch zurückkommen.

Aber es sind auf Grund der mikroskopischen Bilder noch Einwendungen ganz anderer Art erhoben worden. Erstlich hat man gesagt, dass die centrirte Struktur bei weitem nicht allen ruhenden Zellen zukommt; zweitens soll die periphere Festheftung der Strahlen in den meisten Fällen fehlen und drittens sei die centrirte Struktur überhaupt ganz wechselnder Art, so dass an ihr besonders während der Mitose mancherlei Umbildungen, Neubildungen und Abänderungen vorkommen. Auf derartige Einwürfe glaubte sich noch letzthin Meves (Nr. 20) stützen zu können. Alle diese Momente können aber überhaupt nicht zur Entkräftung meiner Aufstellungen verwerthet werden.

Gewiss sind die centrirten Systeme in den ruhenden Zellen, von denen ich ausging, nur sehr selten nachweisbar (vergl. hierzu Nr. 6, S. 645 f; Nr. 7, S. 572). In der Ueberzahl der Fälle scheinen sie erst im Beginn der Mitose von Neuem zu entstehen. Gerade aus diesem

Grunde sind eben jene Zellen, bei denen sich die centrirte Struktur während der Ruhe erhält, besonders geeignet für cellularmechanische Untersuchungen, da eben im entgegengesetzten Falle das Emportauchen neu entstehender Radiärsysteme so viel des Räthselvollen in sich birgt, dass wir mit unserem Urtheil an einen derartigen Process nicht mehr heranreichen. Ist aber die radiäre Struktur hier und dort auch während der Zellenruhe vorhanden, so vereinfacht sich für diese Objekte die mechanische Betrachtung in enormem Grade, da wir eben einen festen Ausgangspunkt besitzen. Ja wenn nirgends in normalen Geweben ruhende Zellen mit centrirter Struktur vorkämen, so müssten wir allen Ernstes daran denken, solche in pathologischen Gewebeformen aufzusuchen oder sie auf experimentellem Wege zu erzeugen. Der Physiker hat die Gelegenheit nach seinem Willen die Umstände, unter denen ein Naturgesetz wirksam wird, zu leiten; somit giebt er seinen Experimentalversuchen eine bestimmte, gewollte, einfache (!) Anordnung, wie sie vielleicht ausserhalb seines Laboratoriums in der ganzen Welt nicht wiederkehrt, und er weiss, dass das unter den einfachsten Bedingungen ermittelte Gesetz nothwendig überall gilt, auch wenn in der Natur selbst ein solches Gesetz durch das Dazwischentreten massenhafter Nebenursachen in seiner Wirkung bis zur Unkenntlichkeit verändert werden sollte. Wir können nicht lebende Zellen bauen mit einer bestimmten, gewollten, einfachen inneren Anordnung; aber wir können suchen solche Zellen ausfindig zu machen, die einen denkbar einfachen Aufbau zeigen, und wenn solche Zellenformen auch nur ausnahmsweise vorkommen, so können und müssen sie doch zur Grundlage mechanischer Untersuchungen dienen. Solche einfach geartete Zellformen sind aber eben die Leukocyten gerade darum, weil sie sehr vollständige Radiärsysteme schon in der Zellenruhe zeigen und wir auf diese Weise bei diesem Objekte um die heikle Frage herumkommen, wie solche Radiärsysteme von Neuem entstehen mögen (vergl. Nr. 7, S. 475—479).

Wenn ferner ein Beweis gegen meine Auffassung der mechanischen Vorgänge im Zellkörper darin gefunden worden ist, dass bei vielen Zellformen die Festheftung der Radiärstrahlen an der Peripherie nicht nachweisbar ist, so kann ich nur erwidern, dass es auch ganz gleichgültig ist, ob sie die Peripherie erreichen oder nicht, wenn nur die Zellsubstanz unter sich zusammenhängend ist und die Radiärfäden mit dieser ein Kontinuum bilden, so dass eine Uebertragung der Kraftäusserung bis an die Zellenperipherie erfolgen kann.

Auch das ist im Princip gänzlich ohne Belang, ob die radiäre Struktur während der ganzen Dauer der Mitose eine in gleicher Art fortdauernd persistirende ist, oder ob einige Strahlen währenddessen zu

Grunde gehen, andere neu entstehen: wenn nur die Strahlen, welche gerade eben vorhanden sind, dem Spannungsgesetz unterliegen. Reinke (Nr. 16, S. 12) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass der Wechsel der Struktur an sich nicht das Geringste mit diesem Gesetz zu thun hat.

Ja ich gehe noch weiter: Ich habe das Gesetz zwar aus der centrirten Struktur abgeleitet, anwendbar ist dasselbe aber auch auf alle anderen Fälle, wofern nur eine kontraktile Zellsubstanz vorhanden ist, denn diese kann ja natürlich immer in einem solchen Spannungszustande befindlich gedacht werden, welcher dem Spannungsgesetze entspricht (Nr. 8, S. 77). Hierbei könnte die sichtbare histologische Struktur jede beliebige sein. Ja auch ein anscheinend homogener Zellkörper könnte dem Spannungsgesetz Folge leisten. Es müsste aber für alle Fälle angenommen werden, dass diesem eigentümlichen Zustande innerer Spannung jederzeit eine seriale, centrische Anordnung der die Kontraktion verbürgenden Moleküle entspricht. Wenn ich mithin der Anwendbarkeit des Gesetzes, nachdem es einmal aus der sichtbaren centrirten Struktur hergeleitet ist, eine derartige Ausdehnung zu geben geneigt bin, so stelle ich mich auf den Standpunkt des Physikers, der z. B. die Molekulartheorie an einem beschränkten Orte, aus den Erscheinungen der Kompressibilität der permanenten Gase, herleitet, sie aber auch auf solche Körper anwendet, die niemals in die Form permanenter Gase gebracht werden können, und ich erwarte hierbei, genau wie der Physiker, dass die allgemeine Giltigkeit der Theorie mit der Zeit per deductionem sich erweist.

Wie man sieht ist es also an sich verfehlt, auf Grund der blossen histologischen Erscheinungsweise der Zellsubstanz diese mechanische Theorie kritisiren zu wollen. Vielmehr ist sie ihrem Charakter nach in weitem Umfange von der sichtbaren Zellstruktur unabhängig und lässt sich auch ohne jedwede Berücksichtigung derselben aus den blossen Erscheinungen des cellulären Gleichgewichtes und der Bewegung herleiten. Hierin beruht ihre Stärke, denn jeder Erfahrene wird bestätigen können, dass Zellen, die ihrem histologischen Charakter nach ein ganz verschiedenes Aussehen an sich tragen, die gleichen Erscheinungen der cellulären Statik und Dynamik darbieten. So kann man mitotisch sich theilende Zellen treffen, welche in sehr verschiedenem Grade fibrillär, homogen, granulirt oder auch in starkem Maasse vakuolisirt erscheinen. Hierbei läuft die Mitose in den Grundzügen nach demselben Schema ab und es ist anzunehmen, dass auch die statischen und dynamischen Grundgesetze in allen Fällen die nämlichen sein werden. Die enge Anlehnung an die Flemming'sche Filartheorie ist aber für cellular-mechanische Untersuchungen in jedem Falle gerechtfertigt, da nach den Erfahrungen der Fachphysiologie die Kontraktionserscheinungen, mit denen wir es hier an erster Stelle zu thun haben,

an eine reihenweise Anordnung der die Kontraktion verbürgenden Moleküle gebunden sind. Diesen kontraktionsfähigen Molekülreihen, welche in jedem kontraktilen Plasma vorausgesetzt werden müssen, kann die histologische Differenzirung entsprechen, sie muss es aber nicht. In dem ersteren Fall haben wir die Filarstruktur Flemming's, in dem letzteren Fall würde sich die sichtbare histologische Struktur auch nach Nebenumständen richten können, welche in mechanischer Beziehung kein besonderes Gewicht haben.

Ausserdem möchte ich hervorheben, dass mit dem Vorhandensein kontraktiler Molekülreihen immer eine **feste** Struktur der Zelle implicite gegeben ist; denn man muss sich vorstellen, dass die in Betracht kommenden Moleküle in Reihen unter einander zusammenhängen wie die Glieder einer Kette. Die feste Verfassung der lebenden Zelle wäre also auch dann gegeben, wenn sie nebenher 99 % Wasser enthalten sollte. Mit dieser Anschauung betreffend den festen Aggregatzustand der lebendigen Materie bleibe ich auf dem Boden der Fachphysiologie stehen und ich werde mich hierin nicht beirren lassen, auch wenn noch so oft wiederholt werden sollte, dass im Zellenkörper gelegentlich Strömungserscheinungen beobachtet werden können, welche anscheinend einer nach Zeit und Umständen bestimmten Architektonik der Zelle widersprechen.

Desgleichen kann ich keinen stichhaltigen Einwand gegen meine mechanische Theorie darin finden, dass bei manchen Zellformen während der Mitose reichliche amöboide Bewegungen stattfinden (Bütschli, H. E. Ziegler). Dieser Fall zeigt eben nur, dass trotz der Interkurrenz der amöboiden Bewegungen, dennoch jene Gesetze dauernd wirksam bleiben, welche den Ablauf der Mitose regeln und sie ihrem schliesslichen Ende entgegenführen. Es ist selbstverständlich, dass die amöboiden Bewegungen und die Mitose an **demselben** lebenden Materiale gleichzeitig ablaufen; dies scheinen einige Autoren sich nicht vorstellen zu können. Wenn ein Blatt von einem Zweige sich ablöst, so wird es zur Erde fallen; das eine Mal, bei Windstille, fällt es vielleicht senkrecht zu Boden, das andere Mal, bei Sturmwind, kann es in nahezu beliebiger Weise durch die Luft dahingetragen werden: aber es kommt doch schliesslich herab zur Erde, weil die Anziehungskraft fortdauernd wirkt. Wenn ich nun die Fallgesetze studiren will, dann werde ich mir nicht die ungeordneten Bewegungen eines vom Sturme dahingetragenen Blattes zum Muster nehmen, sondern ich werde Windstille abwarten. So werden wir auch beim Studium der Mitose zunächst von jenen Fällen absehen müssen, wo gleichzeitige für unser Auge ungeordnete amöboide Bewegungen den gesetzmässigen Verlauf der Mitose in mannigfacher Weise abändern. Denn obwohl die Mitose auch hier zum glücklichen Schlusse kommt, zeigt sie uns in diesem Falle doch kein reines Bild der in

Betracht kommenden Processe, und der gerade Weg der Untersuchung ist allein der, sich von vornherein an solche Zellformen zu halten, die ungeordnete Bewegungen nicht erkennen lassen. In jenem Fall, wo die in Mitose begriffene Zelle gleichzeitig amöboide Bewegungen ausführt, ist es also der gesetzmässig normirte Durchschnitt der Kräftewirkung, welcher den gesetzmässigen Ablauf der Mitose zu Wege bringt. Ein anderes Beispiel ähnlicher Art haben wir an den amöboid beweglichen Leukocyten. Ein grosser Theil derselben wird bekanntlich von jenen Zellen repräsentirt, welche die Pathologen einfach als „Rundzellen" bezeichnen; das sind Elemente mit bläschenförmigem Korn, welche im fixirten Präparat durchaus den Habitus einer ruhenden, nicht-beweglichen Zelle zeigen. Da man sie heerdenweise auch innerhalb der Epithelien findet, so ist ihr Charakter als Wanderzellen erwiesen. Mithin ist hier die bei der amöboiden Bewegung stattfindende Kräfteentwicklung durchschnittlich derart beschaffen, dass trotz aller im Sinne des Spannungsgesetzes heterotypischen Kontraktionen die dem Ruhezustande eigenthümliche Lage des Kerns und des Mikrocentrums dauernd gewahrt bleibt. Dies Beispiel ist auch insofern passend, als in den Leukocyten Zellen vorliegen, die trotz der amöboiden Beweglichkeit, welche ja so oft als ein Anzeichen der flüssigen Konstitution der lebendigen Materie angesehen worden ist, eine centrirte Filarstruktur aufweisen, aus deren Verhalten im Ruhezustande das Spannungsgesetz abgeleitet werden konnte.

Meine theoretischen Untersuchungen sind, wie bekannt, vom Leukocyten ausgegangen und ich habe den Bau desselben durch das Schema der Fig. 1 illustrirt. Ein Autor, von Erlanger (Nr. 4, S. 3), hat aus diesem Schema gefolgert, dass ich die Querverbindungen der Zellenfäden leugne; dies ist mir garnicht eingefallen. Im Gegentheile habe ich in der Schrift „Ueber Kern und Protoplasma" die Gegenwart von Querverbindungen ausdrücklich zugegeben (S. 151 f). Nur war nicht nöthig diese Querverbindungen in das Schema aufzunehmen, da sie in mechanischer Beziehung erst in zweiter Linie in Betracht kommen. Ausserdem halte

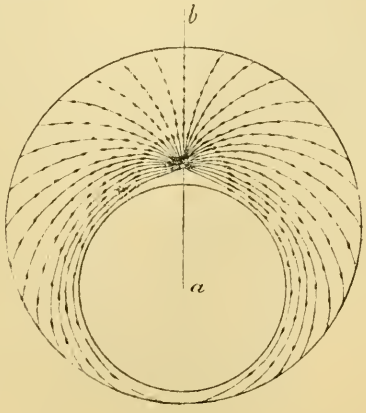


Fig. 1.

ich sie für plastischer, bildsamer Natur, da sie den mannigfachen Umformungen des Kerns auf die Dauer keinen wesentlichen Widerstand entgegensetzen. Dass die in den Zellenfäden enthaltenen Cytomikrosomen durch quere Aneinanderreihung Mikrosomenschichten bilden können, aus denen bei Gelegenheit durch wahre Querverbindung Membranen hervorgehen, habe ich für die Riesenzellen des Knochenmarks wahrscheinlich gemacht. Ich zweifle an der queren Verbindung der Fäden des Cytomitoms um so weniger, als ich mit VAN BENEDEN die vollkommene Analogie der Zellen- und Muskelfibrille annehme; für den quergestreiften Muskel ist es aber sehr leicht nachzuweisen, dass seine Fibrillen auf der Höhe der Endscheiben durch die ganze Dicke des Primitivbündels hindurch unter einander in Querverbindung stehen. Dies zeigt jede gute Protoplasmafärbung. Die mechanische Bedeutung dieser die Fibrillenzüge im Muskel und in der Zelle quer überschreitenden Verbindungszüge ist, wie ich denke, nicht schwierig einzusehen. Wir haben hier eine ähnliche Einrichtung wie in den Streckbandsystemen der Knochenspongiosa. Kontrahirt sich die Muskelfaser, so wächst ihr Querschnitt und die queren Verbindungszüge müssen in Spannung gerathen; hierdurch würde beim Kontraktionsakte ein seitliches Auseinanderfahren der Fibrillen hintangehalten werden. Die quere Verkupplung würde somit jederzeit die parallele Lage der Fibrillen und ihr Verbleiben in der grösstmöglichen Zugwirkung garantiren. Die mechanische Leistung der transversalen Verbindungen im Cytomitom kann mit Wahrscheinlichkeit von einem analogen Gesichtspunkte aus beurtheilt werden; ihre Bedeutung für die Erhaltung der gegenseitigen Lagebeziehung der Theile dürfte nicht unerheblich sein.

In dem Schema der Fig. 1 habe ich den Kern so eingezeichnet, dass er die Radiärstrahlen auseinanderspreizt; man sieht die Strahlen sämmtlich an der Zellenperipherie, keinen am Kern enden. Die Behauptung einer derartigen Anordnung hat mehrfachen Widerspruch hervorgerufen; insbesondere hat BOVERI sich bemüht das wissenschaftliche Publikum davon zu überzeugen, dass diese meine Darstellung eigentlich durch nichtsn begründet sei. Indessen werden die von mir für meine Auffassung vorgebrachten positiven Daten nicht näher gewürdigt, Es giebt aber eine ganze Reihe von cellularhistologischen Thatsachen, welche ausschliesslich durch die Aufstellung eines derartigen Schemas erklärlich sind. Bisher hatte ich folgende in Betracht kommenden Punkte geltend gemacht.

1. Der Kern drängt sich gelegentlich zwischen die Sphärenstrahlen ein und spreizt sie auseinander (dies ist von vielen Autoren abgebildet worden, z. B. von HERMANN, DRÜNER Nr. 3, Fig. 44. M. HEIDENHAIN Nr. 1, auch von KOSTANECKI Nr. 13; ferner SIEDLECKI).

2. Die durch die quere Aneinanderreihung der Cytomikrosomen hervorgebrachten koncentrischen Kreise (Phänomen der koncentrischen Kreisfiguren), insbesondere das VAN BENEDEN'sche Mikrosomenstratum (Nr. 6, S. 504) schneiden, wenn die von ihnen gebildeten Kurven auf den Kern treffen, mit der Oberfläche desselben plötzlich ab, so dass sie also vor dem Kern nicht ausweichen (vergl. das Schema Fig. 1; entsprechende Abbildungen bei DRÜNER und VOM RATH).
3. Das Phänomen der koncentrischen Kreise ist in der Nähe der Sphäre deutlicher, weiter von ihr entfernt undeutlicher, ferner im Allgemeinen bei Zellen mit einfachem, kugligem Kern schwerer auffindbar als bei Zellen mit polymorphem Kern — alles Dinge, die nur durch mein Schema verständlich werden (Nr. 6, S. 499 f Anmerkung).
4. Hebt sich die Zellsubstanz (beim Leukocyten!) auf artificiellem Wege vom Kern ab, so erscheinen die Begrenzungsränder der entstehenden Lücke glattrandig (Nr. 6, S. 504).
5. Am Ende der Mitose wächst der Kern, nachdem er sich schon mit einer Membran umgeben hat, noch sehr stark an, so dass also hierdurch bei solchen Zellen, bei welchen das Radiärsystem während der Zellenruhe persistirt, nothwendig das Strahlensystem auseinandergedrängt und in specifischer Weise gespannt werden muss (Nr. 6, S. 506).

[6. Den Verlauf der Strahlen um den Kern herum hat PLATNER bereits abgebildet (Spermatocyte von Paludina vivipara).]

Auf Grund der obigen Daten habe ich den meiner Meinung nach unausweichlichen Schluss gezogen, dass die Radiärfäden um den Kern herumlaufen und sich schliesslich an der Zellenperipherie inseriren. Ich hatte nun bisher nicht alle Momente, welche zu Gunsten meiner Auffassung sprechen, aufgeführt, da ich einige Anknüpfungspunkte für weitere Untersuchungen für mich zurückbehalten wollte. So glaubte ich den Verlauf der Radien um den Kern herum beim Kaninchenleukocyten direkt beobachtet zu haben, wollte mich aber gerade auf dieses Objekt nicht gerne stützen, da der Kaninchenleukocyt, weil zu klein, im Allgemeinen für Plasmastudien ungeeignet ist. Ferner hatte ich in Erwägung gezogen, ob es nicht vielleicht gerade der Natur der Sache entsprechen könnte, dass die dem Kern nächstbenachbarten Strahlen schwerer sichtbar sind als die ganze Schaar der übrigen. Diese Frage muss nun unbedingt bejaht werden, da, wenn wirklich eine Auseinanderspreizung der Radien in meinem Sinne vorliegt, letztere nothwendig im Umfange des Kerns um Vieles dichter liegen müssen als anderen Orts in der Zelle. Schliesslich hatte ich bei den grossen in der Leber des Proteus vorfindlichen Phagocyten sehr eigen-

artige Anordnungen aufgefunden, welche direkt auf mein Schema bezogen werden konnten.

Die von mir untersuchten Leberstückchen waren in Sublimat fixirt und die Schnitte wurden theils mit Biondi'scher, theils mit Ehrlich'scher Flüssigkeit, theils mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Ausser in der Rindenschicht des Organs fanden sich auch im Inneren reichliche Anhäufungen leukocytärer Elemente, hier meist in inselartigen Ansammlungen. Die erwähnten Phagocyten waren zum Theil enorm grosse Zellen; sie zeigten einen relativ kleinen kugligen Kern an der Zellenperipherie und das Mikrocentrum nächst der Zellenmitte. Sie waren ferner vielfach in Degeneration, in körnigem Zerfall begriffen. Nun habe ich schon früher erwähnt, dass bei dem cellulären Zerfall die dichtesten Theile der Zellstruktur der Auflösung am längsten widerstehen, so vor Allem die Sphäre, die sich in untergehenden Zellen auf lange Zeit hinaus zu erhalten vermag. In jenen Phagocyten fand ich nun mitunter eine derbe Strahlung vor, die sich nach allen Richtungen hin ausdehnte und den grössten Theil der Zelle durchsetzte; oft war sie aber in mehr oder minder hochgradigem Zerfall begriffen, und es trafen sich dann gar nicht selten Stadien, wo vor Allem gerade solche Theile der Strahlung noch erhalten waren, welche nach Ausweis meines Schemas die Radien in der vergleichsweise dichtesten Zusammenordnung enthalten müssen. Ich bitte hier zunächst die Figuren 9 und 10 zu betrachten, welche mein neues Modell vorstellen. Wenn die Radien durch den Kern auseinandergespreizt werden, so haben wir naturgemäss zwischen dem Mikrocentrum und dem Kern einen strahlenfreien Raum von konischer Gestalt. Die Spitze des Konus fällt mit dem Mikrocentrum zusammen, in die peripheriewärts gewandte Basis desselben tritt der Kern mit einem Abschnitt seiner Oberfläche ein. Mithin bilden die Strahlen in der Begrenzung dieses Raumes einen Kegelmantel und diesem entsprechend müssen sie in besonders dichter Lagerung befindlich sein, da sie ja durch den Kern bei Seite gedrängt werden. Bei degenerirenden Phagocyten, bei denen der grösste Theil der Zellsubstanz schon körnig zerfallen ist, findet man nun gar nicht selten als letzten bedeutenden Rest der Strahlung eine stark färbbare, ziemlich grobe Faserung, welche vom Mikrocentrum ausgehend in den Richtungen der Tangente gegen den Kern hin verläuft; mithin folgt diese Faserung, genau nach Analogie meines Modells, der Form eines Kegelmantels, dessen Basis der Kernoberfläche aufsitzt. Diese Erscheinung war in meinen Präparaten um so auffallender, weil bei der häufig sehr bedeutenden Grösse der Phagocyten oft das Mikrocentrum vom Kern weit entfernt lag und der besprochene Strahlenkegel somit ebenfalls eine bedeutende Grösse besass.

Obwohl nun diese Beobachtungen ganz und gar mit meinem

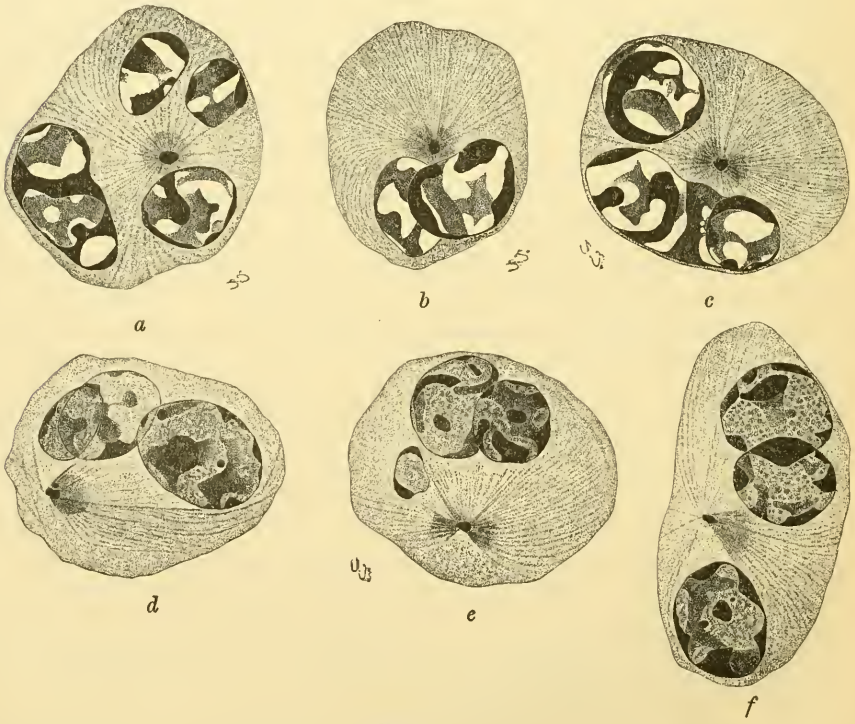
Schema der Leukocyten zusammenfielen, hielt ich sie dennoch bisher für keiner besonderen Erwähnung werth, da es mir nämlich auf lange Zeit hinaus nicht gelingen wollte, die in der Richtung der Tangente an den Kern sich anlegenden Strahlen um den Kern herum weiter zu verfolgen. Aber ich gewann die Ueberzeugung, dass das gleiche Strukturphänomen wie bei Phagocyten so auch bei den gewöhnlichen weissen Blutkörperchen vorhanden sein müsse, und ich hoffte, dass bei diesen die bisher lückenhaften Beobachtungen sich in geeigneter Weise ergänzen lassen würden.

Somit habe ich im Sommer 1895 die Untersuchung des Leukocyten zum dritten Male von Grund aus wiederholt und berichte hierüber kurz Folgendes. Ich schnitt, wie schon früher, in Sublimat fixirte Salamanderdärme, färbte zunächst die Kerne und Mikrocentren mit Eisenhämatoxylin, dann nachfolgend die Zellsubstanz mit Rubin. Einen sehr grossen Prozentsatz der Mikrocentren erhielt ich diesmal, wie man aus den beigefügten Abbildungen ersieht, als Verklumpungsfiguren; die Centren erschienen aus diesem Grunde relativ gross und fielen stark ins Auge. Was die Strahlung angeht, so war sie bei der in Anwendung gezogenen Färbungsprocedur derart beschaffen, dass sie in den meisten Fällen etwa wie eine radiäre Schraffirung erschien, so jedoch, dass innerhalb derselben die Verfolgung einzelner Fibrillen über grössere Strecken hin erschwert war. Es hatte dies darin seinen Grund, dass die innerhalb der Radiärfäden gelegenen Cytomikrosomen sehr stark hervortraten und im mikroskopischen Bilde vorherrschend erschienen. Um die Erscheinungsweise der Strahlung in diesen Präparaten noch deutlicher zu bezeichnen, sei es mir erlaubt einen Vergleich anzuziehen. Wenn man ein nach Weigert gefärbtes Präparat etwa der Medulla oblongata bei schwacher Vergrösserung betrachtet, so wird man recht gut unterscheiden können, dass an vielen Stellen eine in bestimmter Richtung angeordnete „Faserung" vorhanden ist, ohne dass jedoch eine Möglichkeit vorliegt, die einzelne Faser genauer zu verfolgen. So erschien auch hier in häufigen Fällen eine recht ausgesprochene Radiärfaserung, ohne dass in dieser viele einzelne Fasern über grössere Strecken hin deutlich unterscheidbar gewesen wären. Bei einigem Herumsuchen gelang es jedoch Zellenexemplare wie die abgebildeten herauszufinden, bei denen sich einzelne Fibrillen vom Mikrocentrum aus bis zur homogenen Grenzschicht der Zelle hin verfolgen liessen. Die direkte Insertion der Fasern an dem Centrum einerseits und an der Peripherie andrerseits konnte wiederum in vielen Fällen auf das Schlagendste zur Anschauung gebracht werden. Besonders möchte ich auch erwähnen, dass, wenn die Darstellung isolirter Centralkörper im Mikrocentrum gelungen war, hier und dort mit Deutlichkeit festgestellt werden konnte, wie die von verschiedenen

Seiten her zusammenlaufenden Zellenfibrillen entsprechend ihrer Orientirung an verschiedenen Centralkörpern zur Insertion kamen.

Diesmal konnte nun auch die in dem Schema der Fig. 1 dargestellte Durchbiegung der Fibrillenzüge durch den Kern und ihr Verlauf paratangential zur Oberfläche desselben oftmals mit voller Gewissheit festgestellt werden (Fig. 2a oben; in b links unten). Die Befestigung der durchgebogenen Strahlen an der Peripherie war hier und dort kenntlich. Was ferner die faserfreien Kegel anlangt, welche zwischen dem Mikrocentrum einerseits und dem Kern andrerseits vermuthet werden mussten, so konnten auch diese aufgefunden werden, wie nach den Befunden an den Phagocyten des Proteus und nachdem schon so häufig die Auseinanderspreizung der Sphärenstrahlen beobachtet worden war, garnicht anders erwartet werden konnte. Allerdings ist die Auffindung dieser „Spreizungskegel" (Fig. 2 d, e, f), wie ich sie kurz nennen will, ungemein erschwert und zwar aus folgenden Gründen.

Liegt die Achse des Kegels nicht genau horizontal im Schnitt, so muss man naturgemäss bei verschiedener Einstellung wegen der



Figur 2.

Wanderzellen von Salamandra maculata. Vergrösserung: 2500. Mikrocentren verklumpt.

Kleinheit des Objektes allerhand komplicirte optische Durchschnittsbilder, „Kegelschnitte“ der verschiedensten Art, erhalten, welche schwer erkennbar sind. Nur wenn die Achse des Kegels in eine bestimmte optische Durchschnittsebene längelang hineinfällt, erhält man ein so regelmässiges Bild, wie in Fig. 2 bei d, e und f. Nun treten aber diejenigen Fibrillen, welche von dem Centrum ausgehend über oder unter dem Kern hinweglaufen, meistentheils in das mikroskopische Bild hinein, und so erhält man gewöhnlich eine Anordnung wie in Fig. 2e. Hier sieht man Fibrillen gegen den Kern hinziehen und scheinbar an ihm enden[1]); hat nun das mikroskopische Bild die genügende Deutlichkeit, so kann man durch einen vorsichtigen Gebrauch der Mikrometerschraube konstatiren, dass die gegen den Kern hin gerichteten Radiärfäden nach oben und unten auseinanderweichen, um den Kern zwischen sich zu fassen. Fälle, in denen die über und unter dem Kern hinwegziehenden Fasern durch das Messer weggeschnitten sind, kommen sehr selten vor (Fig. 2f). Der „Spreizungskegel“ verräth seine Natur günstigen Falls selbst bei nicht genauem Zusehen dadurch, dass er sich in etwas lichterem Farbenton von der Umgebung abhebt, wie dies namentlich bei Fig. 2 d hervortritt. Für die Beobachtung aber wiederum erschwerend ist der Umstand, dass der „Spreizungskegel“ nicht vollkommen leer, klar, farblos ist, sondern dass die in ihm befindliche Masse einen Farbenton annimmt, also wie der übrige Zellenkörper gefärbt erscheint. Dies war mir schon früher bei der Beobachtung der durch die Auseinanderspreizung der Sphärenstrahlen zu Stande kommenden freien Räume aufgefallen. Es breitet sich demgemäss zwischen den Fibrillen eine besondere Grundmasse aus, welche identisch ist mit der Interfilarsubstanz im Sinne Flemming's und wahrscheinlich nicht als schlechtweg flüssig aufgefasst werden darf. Gut zu beobachten sind schliesslich die „Spreizungskegel“ nur dann, wenn das Mikrocentrum dem Kern nicht zu nahe liegt, so dass der Kegel einige Längenausdehnung gewinnt; anderen Falls sind diese Bildungen zu unscheinbarer Natur, um in irgendwie auffälliger Form hervortreten zu können.

Ich glaube somit, dass die histologischen Grundlagen, von denen ich ausgehe, durchaus gesichert sind, und dass ich nicht erst seit heute, sondern auch früher schon im Recht war, wenn ich die Verfassung der ruhenden Zelle durch das Schema der Fig. 1 und durch das diesem entsprechende Spannungsgesetz umschrieb. Betreffs der detaillirten Ableitung muss ich auf meine früheren Schriften verweisen.

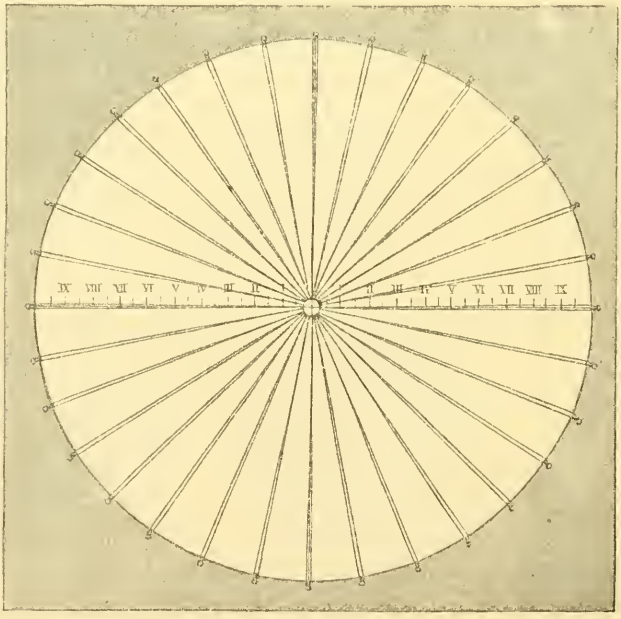
Da meiner Lehre so viele Zweifel begegnet sind, so erlaube ich

---

[1]) Derartige Bilder hat Boveri im Auge, wenn er behauptet, dass von mir Abbildungen geliefert worden sind, die der Annahme der Auseinanderspreizung der Radien durch den Kern widersprechen (Nr. 1, S. 44).

mir noch einmal ausdrücklich darauf hinzuweisen, dass ich vor Kurzem ausführlich dargethan habe, wie die sämmtlichen Versuche, welche sich auf die Furchung unter Pressung beziehen (Pflüger, Roux, Born, Driesch, H. E. Ziegler, O. Schultze), den experimentellen Beweisgang zu dem Spannungsgesetz bilden (Nr. 7, S. 549—564), da die unter diesen Umständen zu beobachtenden Theilungserscheinungen dem Spannungsgesetz völlig entsprechen, und wenn solche Versuche überhaupt noch nicht angestellt wären, so würde man die zu erwartenden Resultate nach meinem Gesetz voraussagen können. Es scheint aber, dass meine literarischen Gegner keine Neigung haben, schlagende Argumente zu berücksichtigen; andernfalls bleibt mir unerklärlich, dass man bisher auf diesen Punkt nicht die geringste Rücksicht genommen hat.

Nunmehr beschreibe ich mein neues Modell zum Spannungsgesetz, will aber hierbei von der älteren Form desselben ausgehen, da in den wesentlichen Theilen die ältere und die neue Konstruktion



Figur 3.

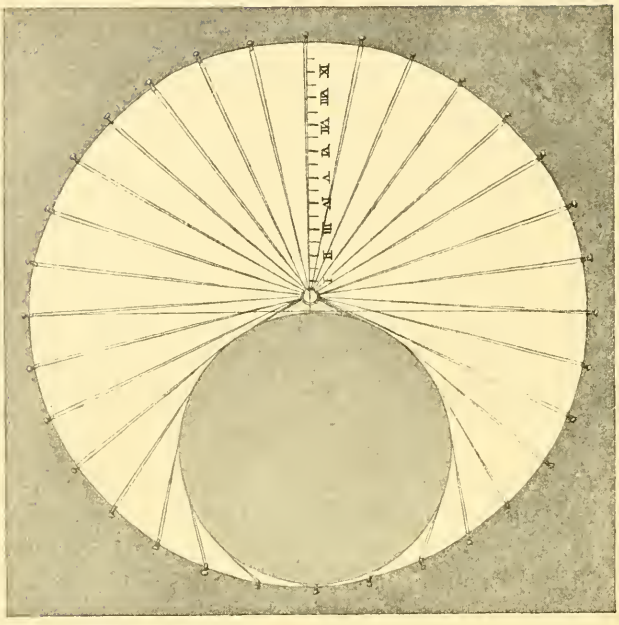
übereinstimmen. Zugleich weise ich die Zumuthung eines meiner Kritiker zurück, welcher behauptet, ein solches Modell sei nur ein „leeres Schema“ (R. von Erlanger). Ein Schema pflegt keinem

Naturgesetz zu gehorchen; meine Apparate aber unterliegen dem Spannungsgesetz, ebenso wie die Zelle. Daher können die mechanischen Wirkungen des in Frage stehenden Gesetzes in einer Weise, die von dem Willen des Experimentirenden unabhängig ist, ausgemittelt und zur Anschauung gebracht werden.

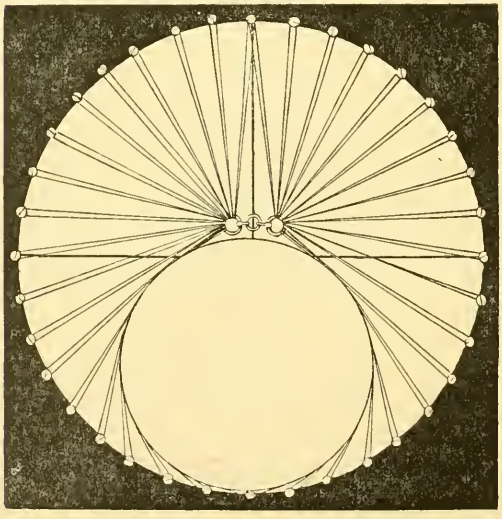
Das ältere (wie auch das neuere) Modell ist als ein idealer Zellendurchschnitt gedacht (Fig. 3). In diesem werden die radiären Protoplasmastrahlen durch Gummifäden ersetzt, während das Mikrocentrum durch einen, bezw. durch zwei mit einander verbundene Ringe dargestellt wird. Hauptaufgabe war, die Gummifäden so zu wählen, dass sie dem Spannungsgesetz gehorchen, d. h. dafür zu sorgen, dass sie jeweilen bei gleicher Länge die gleiche Spannung besitzen. Dies erreichte ich, indem ich jene Kautschukringe benutzte, die man heutzutage überall in den Geschäften zur Umschnürung kleiner Packete verwendet (Elastic bands). Diese werden aus weiten Schläuchen durch quere Segmentirung gewonnen und sind somit von ziemlich gleichartiger Beschaffenheit, daher sie wenigstens mit Annäherung der Forderung entsprechen, dass sie bei gleicher Länge die gleiche Spannung besitzen. Ich nahm nun eine Holztafel, zog auf ihr einen grossen Kreis aus und schlug der Peripherie desselben folgend in gleichen Abständen starke Nägel ein Stück weit in die Platte ein; sie mussten um mehrere Centimeter über das Niveau der Platte emporragen. Besser nimmt man an Stelle der Nägel, wie ich das später gethan habe, starke Schrauben. Darauf zog ich eine entsprechende Anzahl jener Kautschukringe auf einen Sprengring [1]) auf und spannte sie andererseits über die Schraubenköpfe an der Kreisperipherie hinweg. Es ist klar, dass der das Mikrocentrum darstellende Metallring sich in die Mitte des Apparates einstellen muss (Fig. 3), denn in der Richtung aller Radien unterliegt er der gleichen Kräftewirkung (Genaueres siehe in Nr. 6 S. 523 f). Man kann nun ferner den Kern in der Weise darstellen, dass man eine kreisrunde Schachtel zwischen die Gummifäden einklemmt (Fig. 4); dann stellen sich sogleich die drei kritischen Punkte unseres idealen Zellendurchschnittes auf eine gerade Linie ein, welche dem Radius vector durchaus entspricht. Will man sich von vornherein die Möglichkeit offen halten, das Centrum später theilen zu können, so kann dasselbe durch 2 grössere Federringe dargestellt werden, welche durch einen dritten kleineren unter einander verbunden sind (Fig. 5). Man hat dann eine Anordnung, die einem Mikrocentrum gleicht, welches aus 2 Centralkörpern mit dazwischen gelegener Centrodesmose besteht. In den beiden angezogenen Figuren (Fig. 4 und 5) [2]) bemerkt man, wie das

[1]) Gewöhnlich benutzte ich die sogenannten „Federringe", wie sie bei den Juwelieren erhältlich sind.

[2]) Alle Abbildungen dieser Arbeit, welche sich auf die Modelle beziehen, sind genaue Wiederholungen photographischer Aufnahmen. Herr Dr. Sobotta



Figur 4.



Figur 5.

hat die Güte gehabt, eine grosse Anzahl von Negativen so zu clichiren, dass die Photographie direkt überzeichnet werden konnte. Auch verdanke ich die zu Fig. 10 gehörige Originalaufnahme der photographischen Kunst meines verehrten Kollegen.

Centrum des Modells sich um ein kleines Stück von dem „Kern“ abhebt. Diese Thatsache kann unter den nämlichen Bedingungen überall in der Natur beobachtet werden und sie zeigt auf das Klarste, dass von den Strahlen wirklich eine Zugwirkung ausgeht. Durch die Annahme einer „Propulsionskraft“ der Radien wäre eben diese Thatsache keinesfalls erklärlich (vergl. Nr. 6, S. 529 f).

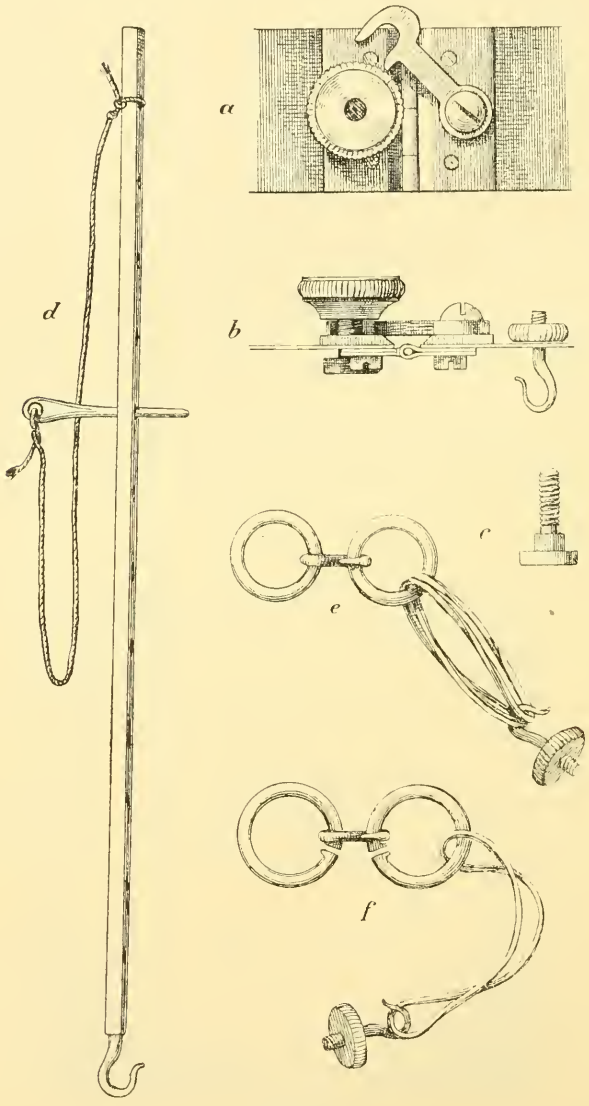
An diesem älteren Modell konnte nun die Rückwirkung des Spannungsgesetzes auf die äussere Gestalt der Zelle nicht demonstrirt werden, und aus diesem Grunde versuchte ich die Peripherie des Modells beweglich, nachgiebig zu machen. Wenn nun blos die Aufgabe vorläge einen in sich beweglichen Kreisbogen zu konstruiren, an welchem die peripheren Enden der Gummifäden befestigt werden könnten, so würde man vielleicht nach verschiedenen Principien vorgehen können. Allein man ist in der Notlage zugleich den Turgor der Zelle in entsprechender Weise ersetzen zu müssen. Soll daher der Apparat einigermaassen einfach bleiben, so ist man darauf angewiesen eine biegsame Stahlschiene zur Peripherie des Modells zu machen. Wird eine solche auf sich selbst zurückgebogen, so bildet sie, falls sie in allen Theilen von gleichartiger Beschaffenheit ist, einen vollkommenen Kreis. In diesem Falle wird der Turgor durch die Federkraft der Schiene ersetzt.

Aber dieses Aushilfsmittel ist unvollkommen, da in der Natur von der weichen Grenzschicht der Zellen den gestaltenden Kräften des Zellinhalts kein wesentlicher Widerstand entgegengesetzt wird, während am Modell in entsprechenden Fällen von der Stahlschiene ein bedeutender Widerstand ausgeht; dieser ist ferner nicht zu jeder Zeit immer der nämliche, sondern wenn eine Gestaltsveränderung des Modells eintritt, dann wächst der Widerstand, je stärker die Stahlfeder durchgebogen wird. Schliesslich ist ein besonderer Uebelstand der, dass in bestimmten Fällen an der Peripherie des Modells sich Hebelwirkungen geltend machen können; diese sind an der Grenzschicht der Zellen total unmöglich und so haben wir auch hierin eine unliebsame Abweichung von den natürlichen Verhältnissen.

Durch die gerügten Umstände werden nun zwar die Versuchsresultate im Einzelnen abgeändert, im Princip aber bleiben die Effekte des Spannungsgesetzes doch die nämlichen. Ja es lässt sich sagen, dass wenn die mit der Federkraft der Stahlschiene gegebenen specifischen Widerstände sich eliminiren liessen, die Versuche für den Experimentator noch bei weitem günstiger ausfallen müssten. Hierauf hat schon Roux hingewiesen, als das Modell auf der Berliner Anatomenversammlung vorgelegt wurde.

Ich verwendete eine Stahlfeder von 22 mm Breite; in Fig. 6a ist sie in natürlicher Breite zur Abbildung gekommen; da vor Allem auch die Möglichkeit gegeben werden sollte, die Durchschnürung des Zell-

leibes am Modell zu wiederholen, wie dies die Figg. 23—26 zeigen, so ergab sich die Nothwendigkeit den ganzen Umfang des Modells in zwei gleich grosse Stücke zu zerlegen, welche durch Charniere mit einander verbunden werden mussten. Die theoretische Berechti-

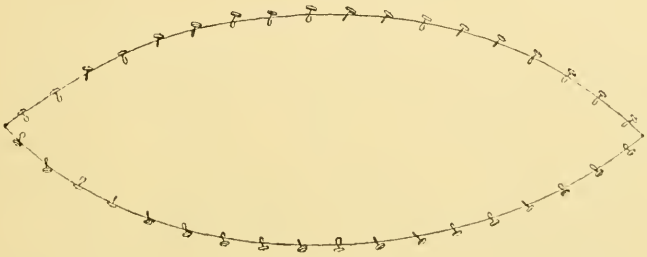


Figur 6.

gung zur Einführung von Charnieren an gegenüberliegenden Stellen des Modells wird weiter unten schlagend nachgewiesen werden. Jede Halbschiene hatte eine Länge von 540 mm; der Gesammtumfang des Modells betrug somit 1080 mm, der Durchmesser des Reifens

ca. 344 mm. Um die Kautschukringe an der Peripherie befestigen zu können, wurden an dem Reifen Häkchen angebracht, deren Form aus Fig. 6 b ersehen werden kann. Diese Häkchen wurden nun nicht etwa an der Stahlfeder festgelöthet, denn dies hätte ihre Elasticität jedenfalls ungünstig beeinflusst, sondern sie sind nur durch entsprechende Durchbohrungen der Feder hindurchgesteckt und werden in dieser dadurch festgehalten, dass auf ihr Aussenende eine Schraubenmutter aufgedreht wird. Die Häkchen hängen somit nur lose an ihrem Orte, wenn das Modell nicht mit den Kautschukfäden montirt ist (Fig. 7). Jeder Quadrant des Apparates enthält 9 Häkchen, die somit in gleichen Abständen von 30 mm befindlich sind.

Eine saubere Ausführung verlangen die Charniere und die zugehörige Sicherungsvorrichtung, welche dazu dient erstere zeitweilig festzustellen. Die Charniere sind nach beiden Seiten hin beweglich. Ist die Sicherung ausser Funktion, so geht der sonst



Figur 7.

runde Reifen in die Form der Fig. 7 über, da die beiden Halbschienen den geringsten Grad der Krümmung anzunehmen streben. Ohne Zweifel würden die Schienen einander parallel zu liegen kommen, wenn nicht an ihren Gelenkenden auf der Innenseite einige Schraubenköpfe befindlich wären (Fig. 6 b), welche bei der aus Fig. 7 ersichtlichen Form des Apparates auseinandersperrend wirken.

Die Vorrichtung, welche der Fixirung der Charniere dient, hat folgende Konstruktion. An der Aussenseite der Gelenkverbindung haben wir einerseits einen stählernen Sperrhaken, welcher in Fig. 6 a zurückgeschlagen wurde und dazu bestimmt ist, eine auf der anderen Gelenkseite ihm gegenüberstehende Schraubenspindel zu umgreifen (Fig. 6 b). In dieser letzteren Stellung kann der Haken durch kräftiges Anziehen einer auf der Spindel beweglichen Schraubenmutter vollkommen festgestellt werden (Fig. 6 b). Die Schraubenspindel (Fig. 6 c) ist nur lose in den Reifen eingesetzt und sie empfängt beim Aufdrehen der Mutter ihren Widerhalt dadurch, dass der ihr zugehörige auf der Innenseite des Reifens befindliche Schraubenkopf sich gegen das Charnier anstemmt. Nach Lösung der Sicherung und nach dem

Abdrehen der Mutter kann somit die Schraubenspindel völlig entfernt werden, was zum Zwecke des Durchschnürungsversuches nothwendig ist. Die Schraubenspindel wird in eine quadratische Perforation des Charniers eingesetzt und der Form dieser Oeffnung entspricht zwischen Schraubengang und -Kopf ein vierkantiges Zwischenstück (Fig. 6 c). Hierdurch wird verhindert, dass beim Aufdrehen der Mutter sich die Spindel um ihre eigene Achse dreht.

Diese hier beschriebene Sicherung des Charniers ist ungemein widerstandsfähig, vorausgesetzt, dass der Sperrhaken aus gutem Stahl besteht und nicht durchgebogen werden kann. — Ich habe es nicht für nöthig gehalten in den hier mitgegebenen Abbildungen die Charniere immer wieder vollständig einzeichnen zu lassen und es sind, um ihre Lage anzudeuten, an Stelle derselben immer nur kleine Kreise in den die Stahlfeder vorstellenden peripheren Kontour der Zeichnung eingetragen worden.

Da die Federringe, welche bei meinem älteren Modell das Mikrocentrum vorstellten, leicht Schaden nehmen, so verwende ich sie jetzt meist nicht mehr. An ihrer Statt benutze ich lieber die in Fig. 6 abgebildeten Ringe, welche paarweise zusammengekoppelt werden können; dies ist dadurch ermöglicht, dass dem einen Ring ein Haken aufgelöthet wurde, in welchen der andere eingehängt werden kann. In dem einen Fall (unter e in Fig. 6) haben wir in der That weiter nichts als zwei allseitig geschlossene Messingringe, und dann müssen die Kautschukbändchen durch den Ring hindurchgezogen und mit den beiden schleifenförmigen Enden über den peripheren Haken gelegt werden, wie die Figur zeigt. Da auf diese Weise jeder Radius schliesslich aus einem vierfachen Gummifaden besteht, so ist die hierbei erzeugte Kräftewirkung eine relativ hohe. In dem anderen Fall (Fig. 6 f) ist jeder Messingring an einer Stelle seiner Peripherie quer durchsägt und durch diesen Spalt hindurch können die Kautschukringe aufgereiht werden; dass sie im Zustande der Spannung, beim Experiment, durch dieselbe Lücke hindurch nicht wieder ausrutschen, wird durch zwei kleine Zähne verhindert, welche zu beiden Seiten der Kontinuitätstrennung nach einwärts schauen. Sie genügen, um das Wiederhindurchgleiten der Kautschukringe völlig zu verhindern. Bei dieser Art der Befestigung besteht jeder Radius nur aus einem doppelten Gummifaden. Uebrigens hebe ich hervor, dass ich in allen Fällen, in denen es der Zweck des Versuches erlaubt, lieber mit einem einfachen als mit einem doppelten Ringe arbeite, aus Gründen, die durch die mechanischen Verhältnisse des Apparates geboten sind und weiter unten noch besprochen werden sollen. [1])

Es ist nun nicht so leicht den Apparat richtig zu montiren. Der

[1]) Herr Universitätsmechaniker Siedentopf (Würzburg, Schönleinstrasse) liefert den Apparat zu Mk. 30,00.

heikle Punkt ist darin gegeben, dass die von den Radien ausgeübte Zugwirkung in einem zweckentsprechenden Verhältniss zur Kraft der Stahlfeder stehen muss. Hat man zu schwache Radien, so werden die Gestaltsveränderungen der Peripherie nicht ausgesprochen genug sein; sind sie zu stark, so wird der „Turgor" des Modells überwunden und die Stahlschiene an irgend einer Stelle ihres Umfangs in konkaver Form nach einwärts hereingestülpt. Will man nur die typischen Gestaltungsverhältnisse der ruhenden Zelle zur Darstellung bringen, so genügen relativ schwache Radien und man wird dann nicht in Verlegenheit kommen. Soll aber der Durchschnürungsversuch gemacht werden (Fig. 23—25), wobei jede Halbschiene auf sich selbst zurückgebogen werden muss, so ist eine starke Kraftentwicklung vonnöthen. Ich habe nun eine Menge verschiedener Arten der hierorts käuflichen Gummibändchen durchprobirt und fand dabei, dass sie für das in meinen Händen befindliche Modell alle insofern nicht recht passend waren, als sie beim Durchschnürungsversuch den Apparat entweder nicht zur vollständigen Halbirung brachten oder, weil zu stark wirkend, den dauernden Bestand des „Turgor" in der oben erwähnten Weise gefährdeten. Ich konnte mir nur dadurch helfen, dass ich eine bestimmte Sorte schwächerer Kautschukringe doppelt nahm (wie Fig. 6e zeigt) und die in Folge dessen übermässig starke Wirkung der Radien dadurch in entsprechender Weise herabminderte, dass ich eine Reihe symmetrischer Strahlen vollständig eliminirte (überhaupt nicht einspannte; Fig. 22). In theoretischer Hinsicht ist dies gewiss kein Fehler, obwohl es ja besser gewesen wäre, wenn ich nicht zu einem solchen Nothbehelf hätte greifen müssen. Beim Durchschnürungsversuch (und nur bei diesem) hatte daher das Modell die Form der Fig. 22; man sieht, dass 8 Strahlen fehlen, von denen immer je zwei einander genau gegenüberliegen. Freilich hätte ich ja zum Zwecke dieses Versuches so lange verschiedene Gummibändchen eigens schneiden lassen können, bis ich auf die passenden gestossen wäre; dies hätte aber unter Umständen auf ein sehr langwieriges Herumsuchen hinauslaufen können und so habe ich davon Abstand genommen.

Wenn man sich nun daran macht, den Apparat mit dem System seiner elastischen Strahlen zu montiren, so bemerkt man alsbald, dass schon die Zugkraft eines einzigen Strahls genügt, um eine relativ starke Einwirkung an der Peripherie hervorzurufen. Soll also der Apparat während der Zeit, in der das Montirungsgeschäft vor sich geht, nicht einer starken Verzerrung ausgesetzt sein, so ist man gehalten, möglichst jedem Radius, welcher ausgespannt wurde, alsbald seinen Antagonisten folgen zu lassen. Man wird mithin, um das Centrum erstmals in die Mitte des Apparates hineinzubringen, zunächst zwei gegenüberliegende Strahlen fixiren, alsdann jene beiden, welche die ersteren rechtwinklig überkreuzen. Von da ab wird man, wie gesagt,

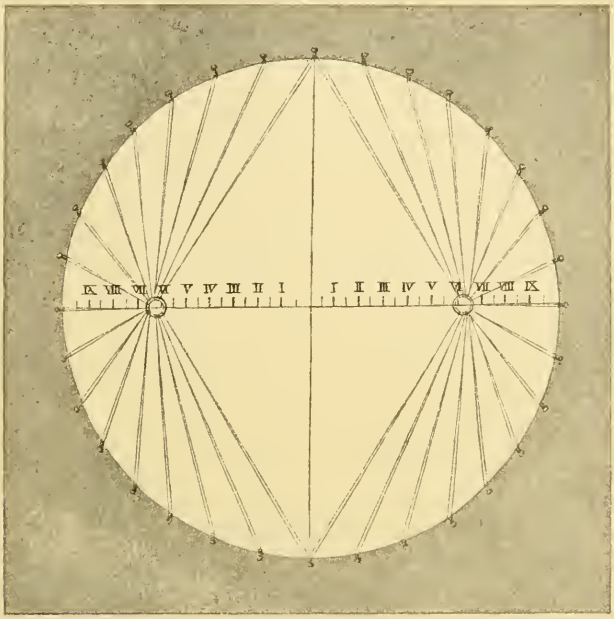
am besten jedem weiteren Radius sogleich seinen Antagonisten beigeben.

Hierbei ist in Rechnung zu ziehen, dass nur in Ansehung der Bewegung des Centrums die einander direkt entgegengesetzten Strahlen Antagonisten sind, während diese auf die Gestaltsveränderung der Peripherie als Synergisten einwirken. Die bei dem Formwechsel der Zelle und ebenso unseres Apparates in antagonistischem Sinne wirkenden Strahlen überkreuzen einander senkrecht!

Wenn ich nun an meinem Apparate einen einfachen Ring als Centrum habe und alle Strahlen gleichmässig ausspanne, so zeigt sich, dass der Reifen dennoch keinen vollständigen Kreis bildet. Der Durchmesser sollte etwa 344 mm betragen, thatsächlich beläuft er sich von Charnier zu Charnier gemessen etwa auf 339, in einer Richtung senkrecht hierzu auf 346 mm. Auf 100 mm des kürzeren Durchmessers kommen mithin 102,06 mm des längeren Durchmessers oder wir haben eine „Streckung" des Reifens von 2,06 %. Ursache hierfür sind geringe Variationen der Elasticität des Stahlreifens an verschiedenen Stellen, und vermuthlich sind es speciell die Charniere, die an diesem Fehler schuld sind. Die oben gefundene Ziffer (2,06 %) bitte ich im Gedächtniss zu behalten; wie sich bald herausstellen wird, sind unsere Versuche so grober Natur, dass wir die durch diese Ziffer uns angezeigte Fehlerquelle ohne weiteres vernachlässigen können.

Eine typische Gestaltsveränderung des Apparates erhalten wir sofort, wenn wir an Stelle eines einfachen einen doppelten Ring als Centrum einführen (Fig. 22). In diesem Falle streckt sich das Modell im Sinne jener Achse, welche durch die beiden Ringe hindurchgelegt wird. Bei der Zelle bezeichne ich, wenn nur 2 Centralkörper im Mikrocentrum vorhanden sind, ihre Verbindungslinie als Flemming'sche Achse, Nebenachse oder zweiten Leitstrahl, und ich möchte nun bitten, dies für die Zukunft festzuhalten, dass das Modell, bezw. die Zelle die Tendenz hat sich im Sinne der Flemming'schen Achse zu strecken. Die Ursache dieser Erscheinung ist leicht nachzuweisen, wenn man von einem extremen Falle ausgeht, wie er z. B. in Fig. 8 gegeben ist, wo die beiden Ringe in sehr weiter Entfernung von einander stehen; dass sie in diesem Falle untereinander nicht mehr direkt verbunden sind, ist für unsere augenblickliche Betrachtung nebensächlich. Es handelt sich bei dieser Abbildung um das ältere Modell, dessen peripherer Umfang nicht beweglich ist, so dass die eventuell auf die Umformung der Zellgestalt einwirkenden Kräfte nach der relativen Länge der einzelnen Radien taxirt werden können. Wir ersehen ohne weiteres, dass die Strahlen, wenn sie an zwei Ringen je zur Hälfte befestigt sind, immer eine ungleiche

Länge und damit auch eine ungleiche Spannung besitzen müssen. Die beiden Strahlen, welche in der Richtung der Verbindungslinie beider Ringe liegen, sind am kürzesten und daher am schwächsten gespannt. Wenn wir von diesen ausgehend in den benachbarten Quadranten des Modells je nach rechts und links allmählich um 90° herumwandern, so sehen wir, wie die Radien sich immer mehr verlängern und daher



Figur 8.

immer stärker wirksam werden. Es müssen also die Strahlen immer ungleich stark gespannt sein, wenn zwei Ringe vorhanden sind, auch wenn diese nur um wenige Millimeter von einander entfernt sein sollten. Ist nun die Peripherie beweglich, so muss das Modell in einer Richtung senkrecht zur Verbindungslinie beider Ringe (Flemming'sche Achse, Nebenachse oder zweiter Leitstrahl) zusammengepresst werden, oder mit anderen Worten: es verlängert sich im Sinne eben dieser Linie. In einem bestimmten Falle, ähnlich dem der Fig. 22, betrug der Durchmesser des Modells in der Richtung der Flemming'schen Achse bei drei verschiedenen Proben 351, 350 und 354 mm und in einer Richtung senkrecht hierzu nur 332, 334 und 330 mm, wobei die Mittelpunkte der mit einander verbundenen Ringe einen Abstand von nur 17 mm (!) inne hielten. Die Längendifferenz der gekreuzten Durchmesser geht hier weit über die Fehlerquelle hinaus, denn wir haben eine Streckung von ca. 6 %.

Ich will nun auf einige Verhältnisse, welche die **Statik der ruhenden Zelle** angehen, näher eingehen.

Hier möchte ich zunächst einen Punkt kurz hervorheben, der vor einiger Zeit von mir zum ersten Male näher gewürdigt wurde (Nr. 10, S. 217 ff.). Wenn wir ein centrirtes System in der Zelle haben, welches dem Spannungsgesetze folgt, dann ist die gegenseitige Lage zweier im Mikrocentrum enthaltener Centralkörper in Beziehung auf den Zellumfang (nicht in Beziehung auf den Kern) in weitem Umfange unveränderlich. Dies kann man sich an meinem Modell leicht anschaulich machen. Nehmen wir zunächst die ältere Form desselben zur Hand (Fig. 5) und setzen einen grossen „Kern" an den verschiedensten beliebig gewählten Stellen zwischen die Radien hinein, so werden wir die Erfahrung machen, dass die Flemming'sche Achse niemals einer Rotation unterliegt, sondern bei allen möglichen Verschiebungen im Raume immer demselben Durchmesser des Modells parallel bleibt. Pressen wir dann ferner das neue Modell, zunächst ohne einen „Kern" einzuführen (Fig. 22), in den verschiedensten Raumesrichtungen kräftig zusammen, so können wir ebenso konstatiren, dass bei allen möglichen Formänderungen der Peripherie dennoch die beiden Ringe fortdauernd in jenen Durchmesser zu liegen kommen, in dem sie schon ursprünglich befindlich waren. Hatten wir bei diesem Versuch das Modell zweckmässiger Weise so montirt, dass die beiden Ringe zu Anfang in die Verbindungslinie beider Charniere zu liegen kamen, so können wir diesen Durchmesser leicht mit dem Auge fixiren und die Stellung der Flemming'schen Achse jeweils danach abtaxiren. Es ergiebt sich, dass wir durch eine in bestimmter Richtung vorgenommene starke äussere Pressung den die beiden Charniere enthaltenden Durchmesser bedeutend zu rotiren vermögen; indem wir aber dies thun, rotiren wir gleichzeitig die Flemming'sche Achse in gleichem Sinne und um den nämlichen Winkelwerth, so dass die beiden Ringe zuletzt doch wieder wie anfänglich in der Verbindungslinie beider Charniere befindlich sind. Um dies Gesetz noch weiterhin zu prüfen, geben wir alsdann dem durch einen Doppelring dargestellten Centrum beliebig gewählte, verschiedene sehr stark excentrische Stellungen; jedes Mal wechselt gleicher Zeit die äussere Form des Modells in entsprechender Weise, aber es stellt sich heraus, dass die Verbindungslinie der Ringe, die Flemming'sche Achse, immer parallel zu jenem Durchmesser steht, in welchem sie ursprünglich befindlich waren. Wir können dann schliesslich unter Einschaltung eines „Kerns" die Versuche repetiren; wir erhalten immer wieder entsprechende Resultate. Dieses „Gesetz der relativen Konstanz der Nebenachsen" wäre mechanisch nicht ganz leicht zu begründen und ich muss um dessentwillen für heut noch davon Abstand nehmen. Es sei jedoch daran erinnert, dass

ich bereits a. a. O. darauf aufmerksam gemacht habe, dass für die ursächliche Erklärung der gegenseitigen Orientirung der Centralkörper in den Cylinderzellen dies Gesetz der relativen Konstanz der Nebenachsen von fundamentaler Bedeutung ist (Nr. 10, S. 217 ff.). Es ist klar, dass dieses Prinzip sinngemäss auch auf Mikrocentren mit mehr als zwei Centralkörpern Anwendung finden müsste, doch würden wir da auf so komplicirte Verhältnisse kommen, dass wir diesen für heute nicht nachgehen wollen.

Wir kommen nun dazu an der Hand des neuen Modells den Einfluss des Spannungsgesetzes auf die äussere Form der ruhenden Zellen näher zu erläutern.

Nach den Abbildungen, die in der Literatur vorliegen, und nach meinen eigenen Beobachtungen darf es als feststehend gelten, dass die ruhende Zelle eine Tendenz zeigt, sich in der Richtung des Radius vector zu verlängern. Zu dieser Einsicht gelangt man leicht, wenn man die verschiedenen Ruheformen der Leukocyten durchuntersucht (Nr. 5, Figuren 9 und 16) oder die Abbildungen mit einander vergleicht, die verschiedene Autoren von den Spermatogonien und Spermatocyten der Amphibien gegeben haben. Bei den grossen Geschlechtszellen des Proteus fand ich die in Rede stehende Formgebung charakteristischer Weise in einem hohen Procentsatz der Fälle vor. Mit einer derartigen äusseren Zellgestalt pflegt gar nicht selten eine Verlagerung des Mikrocentrums in der Richtung gegen die Zellperipherie einherzugehen; hierbei verbleiben aber die drei kritischen Punkte der Zelle nach wie vor auf einer Geraden, dem Radius vector, so dass die ganze Veränderung darin besteht, dass das Centrum sich um ein mehr oder weniger erhebliches Stück vom Zellenkern in der Richtung peripherwärts entfernt. Während also im gewöhnlichen Falle sich das Centrum so weit wie möglich der Zellenmitte zu nähern sucht und seine Gleichgewichtslage erst dann erreicht hat, wenn es in der Zellenmitte angekommen ist oder wenigstens bis auf eine geringe Entfernung sich der Kernoberfläche genähert hat (entsprechend dem Schema der Fig. 1), so haben wir jetzt einen Fall, wo das Centrum freiwillig in excentrischer Lage stehen bleibt.

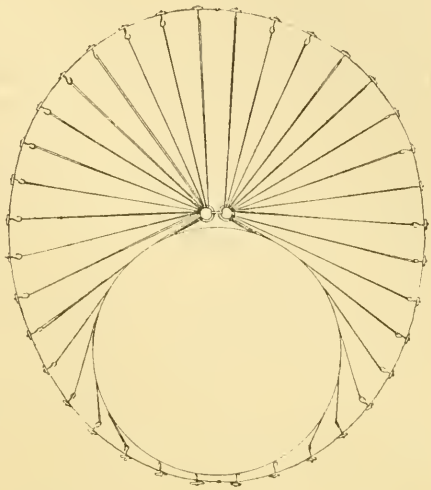
Man muss nun wohl merken, dass die Streckung der Zelle im Sinne der Hauptachse zwar eintreten kann, aber nicht muss, ebenso wie auch das Entlanggleiten des Centrums auf der Achse gegen die Peripherie nur einen Eventualfall vorstellt, der von dem Zusammentreffen bestimmter Bedingungen abhängig ist. Alle diese Erscheinungen kommen nun nicht zu Stande, wenn der Durchmesser des Kerns kleiner ist als der Radius der kuglig angenommenen Zelle; in diesem Falle steht das Mikrocentrum rein central und eine Zelle, welche nicht durch

äussere Pressung beeinflusst ist, wird dann immer der Kugelgestalt zustreben. So werden auch die ruhenden Leukocyten, deren Mikrocentrum in der Zellenmitte befindlich ist, kuglig gefunden. Wird dem Mikrocentrum aber eine Stellung in einiger Entfernung von der Zellenmitte aufgenöthigt, weil der Diameter des Kerns grösser ist als der Halbmesser der Zelle, so kann unter Umständen die besprochene Gestaltsveränderung des Zellkörpers und mit ihr eventuell auch die Lageverschiebung des Mikrocentrums in der bezeichneten Weise vor sich gehen.

Wenden wir uns nun zunächst zu dem Schema der Fig. 1 zurück, so ist klar, dass eine Zelle von dieser allgemeinen Form nur dann ihre Gestalt wird verändern können, wenn die Möglichkeit einer Vergrösserung ihrer Oberfläche gegeben ist. Denn das gleiche Volumen vorausgesetzt, hat ein Körper von Kugelform immer die möglichst kleine Oberfläche, während jeder anders geformte Körper eine verhältnissmässig grössere Oberfläche haben würde. Trifft also bei einer Zelle, welche unserem Schema entspricht, diese Bedingung nicht zu, dass die Oberfläche wachsen kann, so ist das ganze System stabil. Ist aber ein Wachsthum zulässig, dann erhalten wir Veränderungen der äusseren und inneren Konfiguration. Wir begreifen demgemäss, dass Zellen, welche in morphologischer Hinsicht principiell die gleiche Struktur besitzen, in Bezug auf die äussere Form und die innere Lage der Theile sich verschieden verhalten können.

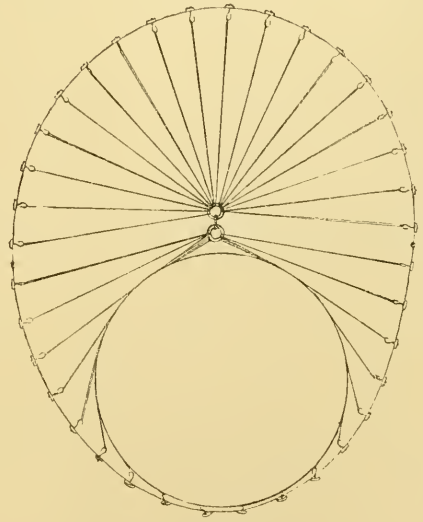
Wir nehmen nun für unser Beispiel der Fig. 1 an, dass eine Oberflächenvergrösserung ermöglicht ist, entweder durch wahres Wachsthum oder durch blosse Dehnung der äusseren Grenzschicht des Zellleibes; dann muss natürlich auf Grund des Spannungsgesetzes eine Streckung des Zellkörpers im Sinne der Hauptachse eintreten. Denn die Radien, welche nach rechts und links hin verlaufen, sind relativ lang und stark gespannt, die in der Richtung nach aufwärts gelegenen hingegen relativ kurz und schlaff. Somit muss eine solche Zelle in seitlicher Richtung zusammengepresst werden, woraus die Verlängerung im Sinne der Hauptachse unmittelbar folgt. Hierbei werden sich die nach aufwärts gelegenen Radien etwas strecken und anspannen, während die nach den Seiten hin ausstrahlenden sich um etwas verkürzen und demgemäss erschlaffen. Dies würde wiederum zur Folge haben, dass das Centrum im Sinne des Radius vector (Linie ab) um etwas nach dem peripheren vom Kern abgewendeten Ende desselben entweicht. Dieses Ende der Hauptachse werde ich fernerhin als das positive, das entgegengesetzte den Kern durchquerende entsprechend als das negative Ende bezeichnen, um mich leichter verständlich zu machen. Ebenso sollen die beiden gegenüberliegenden durch den Radius vector bestimmten Zellpole der positive und der negative heissen.

Ob nun die obige Berechnung zutreffend ist, das können wir sehr leicht durch den analogen Versuch an unserem Modell genauer kontrolliren. Wir zwängen in das System der elastischen Strahlen einen „Kern“ von 190 mm Grösse ein, der somit den Halbmesser des Modells (= 175 mm) bedeutend übertrifft, und zwar soll zunächst der erste Leitstrahl (Radius vector) den zweiten (Flemming-sche Achse) senkrecht überkreuzen, wie Fig. 9 zeigt. Wir erhalten dann sofort die Streckung des Apparates im Sinne des ersten Leitstrahls. Bei dem Versuch, welcher der citirten Abbildung zu Grunde liegt, verhält sich der erste Strahl zum zweiten wie 64 : 55 (ausgemessen an der photographischen Reproduktion). Bei einem ganz analogen Versuch, bei welchem die Dimensionen des Apparates direkt bestimmt wurden, betrug das nämliche Verhältniss 372 : 334. Diese Differenz geht natürlich weit über die Fehlerquellen hinaus, denn sie bedeutet eine Streckung von 10,07 %.



Figur 9.

Nun wird man sich entsinnen, dass der Reifen an und für sich eine Tendenz hat, sich im Sinne der Nebenachse zu verlängern (siehe oben S. 306 f.). Es überkreuzen sich aber in dem Versuch der Fig. 9 Haupt- und Nebenachse genau senkrecht, also haben wir hier die denkbar ungünstigste Anordnung gewählt. Wir wiederholen daher den Versuch und gehen diesmal zum anderen Extrem über, indem wir beide Achsen zusammenfallen lassen (Fig. 10). Sofort ergiebt sich eine noch viel bedeutendere Streckung im Sinne des Radius vector. In zwei verschiedenen derartigen Versuchen betrug die Länge desselben im Verhältniss zum



Figur 10.

kürzeren Durchmesser das eine Mal 389:287, das andere Mal 385:295. Die Differenz beider Strahlen betrug mithin bis über 100 Millimeter und wir berechnen eine Streckung von 33 %.

Fällt somit der Versuch in Ansehung des erwarteten äusseren Formwechsels äusserst schlagend aus, so ist dies bezüglich der Verschiebung des Centrums, welche nach dem positiven Ende der Hauptachse hin erfolgen sollte, nicht in gleichem Maasse der Fall. Das Centrum wird zwar ziemlich weit vom Kern abgehoben (Fig. 9 und 10), von einer dem absoluten Betrage nach bedeutenden Exkursion ist aber nicht die Rede. Dies hat offenbar darin seinen Grund, dass trotz der stark augenfälligen äusseren Formänderung des Apparates dennoch ein bedeutender Wechsel in den Spannungsverhältnissen der Strahlen nicht eintritt. Nun ist aber Thatsache, dass in den Zellen unter Bedingungen, die bisher unbekannt waren, eine sehr beträchtliche positive Verschiebung des Centrums eintritt. Die ursächliche Erklärung hierfür haben wir in einer noch nicht in Rechnung gezogenen Wirkung der Radiärstrahlen zu suchen, welche sich unmittelbar auf die Zellenperipherie geltend macht, mittelbar aber auf die Stellung des Centrums zurückwirkt. Diese gedachte Bethätigung der Radien ist ebenso für die ruhende wie für die in Theilung begriffene Zelle von Wichtigkeit, und ich denke daher, dass die folgenden **Betrachtungen über die Entwicklung von Tangentialkräften an der Zellenperipherie** die Aufmerksamkeit der Zellentheoretiker verdienen.

Ich stehe auf dem Standpunkt, dass wenn einmal irgend ein Naturgesetz, wie das Spannungsgesetz, eine ganz bestimmte physikalische Fassung erhalten hat, dass es dann unerlässliche Pflicht ist die Folgewirkungen des Gesetzes in möglichst vollständiger Weise zu deduciren und zu zeigen, dass die möglichen Wirkungen in allen Fällen, in denen die Bedingungen ihres Zustandekommens sich erfüllen, zu wirklichen Ereignissen werden. Unsere Theorie, deren in Betracht kommendes Gebiet ein besonders umfangreiches ist, kann nur über die Dauer der Zeit hin durch fortgesetzte Deduktion auf die Objekte der Natur allmählich zur Wahrheit erhoben werden. In diesem Sinne möge man es auffassen, wenn hier zunächst aus dem bekannten Princip neue unerwartete Ableitungen gemacht werden, die dann aber, wie weiterhin gezeigt werden soll, ihren Gegenstand in der Natur finden.

Seit ich im Jahre 1894 bei Gelegenheit der Besprechung der Ursachen der äquatorialen Durchschnürung der in Mitose begriffenen Zelle von Neuem darauf hinwies, dass die Radiärstrahlen nicht allein auf die Bewegung der Centren wirken, sondern auch für die äussere Gestaltsveränderung der Zelle in Betracht kommen, ist diese Vorstellung schnell eine allgemein geläufige geworden. Es ist indessen die Wirkung der Radien auf den Zellumfang bisher noch nicht in ge-

nauerer Weise diskutirt worden, und daher ist ein sehr wichtiges Verhältniss bis zum heutigen Tage gänzlich übersehen worden. Um dies zu erläutern, möge die Fig. 11 dienen. In dieser ist ein kugeliger Zellumfang angenommen und das Centrum O soll zunächst genau in der Mitte stehen. In diesem Falle wird ein grosser Theil der Radien, soweit sie nicht etwa durch den Kern, auf welchen in dieser Zeichnung keine Rücksicht genommen wurde, abgelenkt werden, am Zellumfang in vertikaler Richtung inseriren. In Folge dessen wird der in Spannung befindliche Radius Ow z. B. die Tendenz haben, den Punkt w in gerader Richtung auf das Centrum hin nach einwärts zu ziehen. Kann der Punkt O fest gedacht werden und ist für w die Bewegungsmöglichkeit gegeben, so wird der zugehörige Radius mit seiner ganzen Kraft in w wirksam werden. Ist ein stabiler Gleichgewichtszustand vorhanden, so ist die Gleichung der Kräfte darin gegeben, dass der Binnendruck im Zellinnern (D) gleich sein muss dem Druck, der aus der Spannung der Wand resultirt (S) plus der Pressung (P), die durch die Zugkraft der Radien in einer Richtung senkrecht zur Oberfläche auf den Inhalt ausgeübt wird (mithin $D = S + P$).

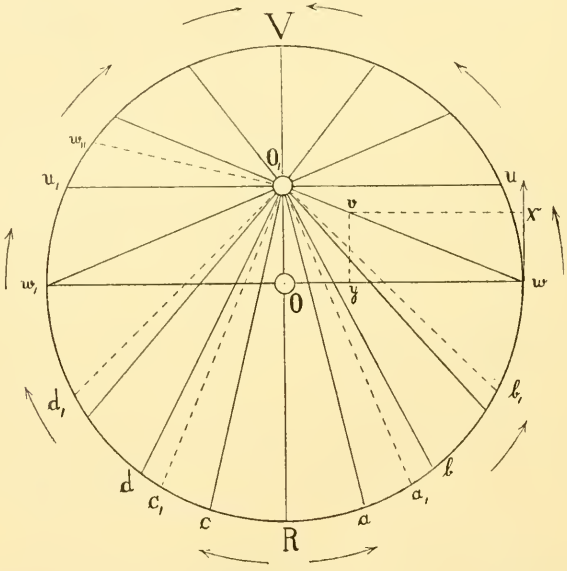
Für den angezogenen Fall des Radius Ow ist klar, dass er mit seiner ganzen Kraft in w senkrecht zur Oberfläche wirkt. Wenn nun aber das Centrum aus der Zellenmitte heraus gegen die Peripherie verschoben ist (O_1), dann steht der nämliche Radius O_1 w in w nicht mehr lothrecht zur Oberfläche, sondern er ist gegen die Tangente in einem bestimmten Winkel O_1wx geneigt. Die Folge davon ist, dass die Kraft des Radius O_1 w bei ihrer Wirkung auf die Peripherie sich in zwei Komponenten zerlegt, von denen nur die eine senkrecht zur Oberfläche wirksam ist, während die andere in die Richtung der Tangente fällt. Sei die an der Peripherie zur Wirkung gelangende Kraft des Radius O_1 w porportional der Linie w v, so haben wir in w x und w y die beiden Komponenten; die erstere — w x — bezeichne ich als **Tangentialkraft**, die letztere — w y — als **Radialkraft**.

Die Radialkraft hat den bereits erwähnten, leicht übersichtlichen direkten Einfluss auf den Turgor der Zelle. Die Folgewirkungen der Tangentialkraft hingegen sind komplicirt und bedürfen genauerer Erörterung.

Die Grenzschicht der Zelle besteht wohl ganz sicher aus einer Materie, welche in Betreff ihrer physikalischen und physiologischen Eigenschaften in allen wesentlichen Zügen mit eben jener Materie, aus der die Radien bestehen, übereinstimmt. Am Objekt selbst, z. B. beim Leukocyten, ist sie als ein feiner fortlaufender Kontour wahrnehmbar, welcher die gleichen färberischen Eigenschaften zeigt wie die Zellsubstanz. Demgemäss habe ich dieser Grenzschicht schon früher die elastischen Eigenschaften der kontraktilen Materie zugeschrieben.

Hat nun irgend eine kugelig angenommene Zelle bereits einen so hohen Turgor, dass die Grenzmembran, — so darf man ja wohl sagen —, einen sehr hohen, dem Maximum nahe stehenden Grad von Spannung aufweist, dann wird die Tangentialkraft nicht von wesentlichem Einfluss sein können. Ist aber die Zellwand noch dehnbar, ist die Spannkraft der Radien im Verhältniss zur Spannung der Wand eine relativ hohe, dann wird die Tangentialkraft einen sehr bedeutenden Einfluss auf den Zustand der Zellwand haben.

Wir sehen nämlich, dass in einem derartigen centrirten Systeme, wie es die Fig. 11 zeigt, rechts und links von der Symmetrieachse RV die Tangentialkräfte die entgegengesetzte Richtung haben, wie die Pfeile andeuten. In Folge dessen wird es zu einer relativ starken Dehnung und Spannung der Wand in der unteren Hälfte des



Figur 11.

Systems kommen, während in der oberen Hälfte eine entsprechende Relaxation der ursprünglichen Spannung erfolgen wird. Dies ist gewiss leicht einzusehen; denn die zu dem Radius $O_1 a$ gehörige Tangentialkraft wird den Wandabschnitt Ra derart dehnen und spannen, dass eben dieser Radius später vielleicht die Lage $O_1 a_1$ haben wird und ebenso würde der hierzu symmetrische Radius $O_1 c$ später etwa in der Richtung $O_1 c_1$ liegen. Mithin müssen sich in unserem Falle durch Wirkung der Tangentialkraft die peripheren Insertionspunkte sämmtlicher Radien in der Richtung nach dem positiven Ende der Symmetrieachse (V) verschieben. Aber noch mehr! Die von dem Strahl

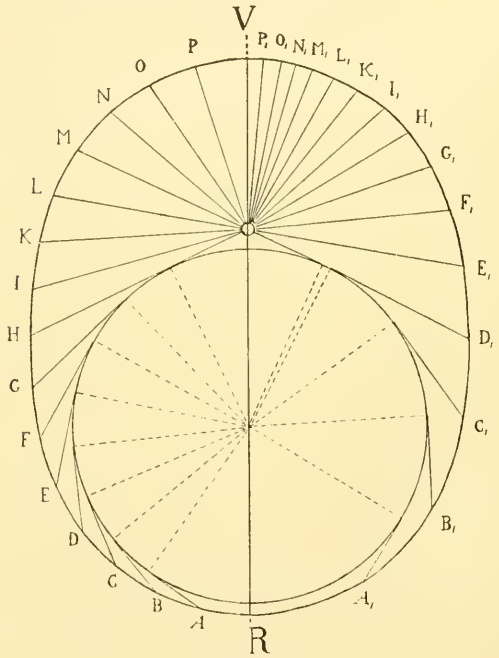
O_1 b entwickelte Tangentialkraft wird nicht allein zur Dehnung und Spannung der Wandstrecke a b verwerthet, sondern ihre Wirkung erstreckt sich auf den ganzen Wandabschnitt R b. Ebenso wird jeder noch weiter nach aufwärts gelegene Strahl an der Spannung der ganzen hinter ihm gelegenen Wandstrecke Theil nehmen. Hieraus ist ersichtlich, dass Dehnung und Spannung der Wand bei R am bedeutendsten sein müssen, während, wenn wir von diesem Punkte aus nach rechts und links hin aufwärtsgehend um die Figur herumschreiten, Dehnung und Spannung gleicher Weise allmählich abnehmen müssen. Bei V wird dann die Grenzmembran im Zustande der grösstmöglichen Erschlaffung befindlich sein.

Nun wäre noch die Verschiebung der peripheren Insertionspunkte der Radien im Besonderen zu berücksichtigen. Wir haben bereits gesehen, dass die Strahlen durch Wirkung der Tangentialkraft je zu beiden Seiten der Symmetrieachse nach aufwärts wandern. Es wird somit ein Theil der Radien aus der unteren Hälfte des Systems in die obere überwandern. Ebenso wird ein Theil derselben die Grenzpunkte u und u_1 überschreiten; der Strahl O_1 w_1 könnte z. B. später die Lage O_1 w_2 haben. War nun vorher das Centrum im Gleichgewicht, so wird in Folge der Vermehrung der Strahlen in dem oberhalb der Linie uu_1 gelegenen Bezirke eine Rückwirkung auf das Centrum erfolgen, welches sich unfehlbar nach V hin verschieben müsste. Im Allgemeinen wird aber die Anordnung der Radien eine derartige sein, dass sie von R aus anfangend in immer kleineren Abständen auf einander folgen, da ja die Dehnung der Wand bei R am grössten ist und von dort aus nach beiden Seiten hin allmählich geringer wird. Somit wird die stärkste Ansammlung der Radien in dem um V herum liegenden Bezirke erfolgen, während sie bei R am weitesten auseinanderstehen. Diese ganze Auseinandersetzung wird aus dem Folgenden noch um Vieles klarer werden.

Uebrigens ist das bisher angenommene Beispiel der Fig. 11 irreal und soll nur dazu dienen in unseren Gegenstand einzuleiten.

Die Anwendung auf die Zelle ergiebt sich aus den schematischen Darstellungen der Fig. 12 und 13, welche in Anlehnung an die Verhältnisse meines Modells in physikalischem Sinne vereinfacht sind. In beiden Abbildungen hat man je rechts und links zwei verschiedene Zustände; ich habe hier die Gesammtwirkung der Tangentialkraft in verschiedene Phasen zerlegt, womit indessen nur rein logische Unterscheidungen gegeben werden sollen, da in der Natur die noch näher zu charakterisirenden Bewegungen simultan verlaufen. Ich gehe nun nicht von einer kugeligen Zelle aus, sondern gebe unserem idealen Zellendurchschnitt von vornherein eine im Sinne des Radius vector gestreckte Gestalt. Ich erinnere nämlich daran, dass wir die

Wirkung der Radialkraft auf die äussere Zellgestalt und das Centrum bereits vollständig besprochen hatten und dass wir an unserem neuen Modell die theoretisch geforderte Längsstreckung veranschaulichen konnten (Fig. 9 und 10). An der Stahlschiene des Modells kann nun die Tangentialkraft schlechterdings nicht zur Wirksamkeit gelangen, und da wir es weiterhin nur mit dieser zu thun haben wollen, so gehen wir von einem Zellendurchschnitte aus, der so beschaffen ist, als ob die Radialkraft bereits gewirkt hätte; wir geben daher unserem Schema eine äussere Form, wie sie etwa der Fig. 10 entspricht. An Stelle des Doppelringes, der in dieser Figur sichtbar ist, habe ich, um Komplikationen zu vermeiden, nur ein einfaches Centrum angenommen; diese Abänderung (in Fig. 12 und 13) ist aus dem Grunde vollständig gerechtfertigt, weil man bei einer Wiederholung des Versuches der Fig. 10 mit einem einfachen Ring ebenfalls eine sehr bedeutende Längsstreckung erhält. (So übertraf bei einer „Kern"-Grösse von 200 mm der Radius vector um 90 mm den ihn lothrecht überkreuzenden Durchmesser.)



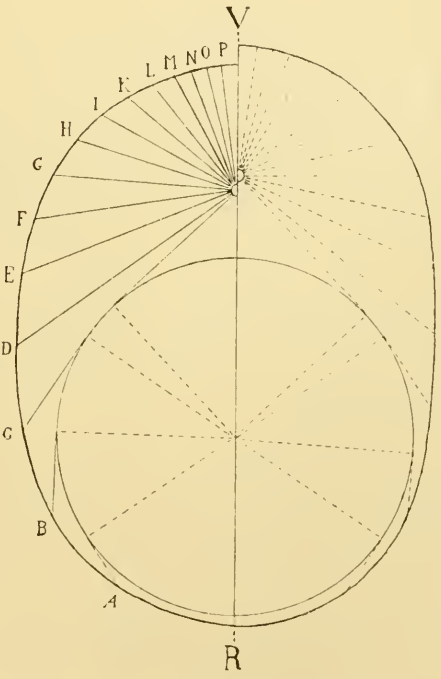
Figur 12.

Wir betrachten nun zunächst die linke Hälfte der Fig. 12. Hier sieht man 15 Strahlen A bis P alle in gleichen Abständen an der Peripherie inseriren und es fällt sogleich auf, dass diejenigen unter ihnen, welche durch die Einschiebung des Kerns bei Seite gedrängt werden, in relativ starker Weise gegen die Oberfläche geneigt sind. Also werden die Tangentialkräfte im Umkreis des Kerns am stärksten entwickelt sein. Wir ersehen sogleich, dass bei den im Zustande der äussersten Spannung befindlichen Strahlen (A, B und die nächstfolgenden) die tangentiale Komponente ausserordentlich viel grösser sein wird als die radiale. Ferner wird entsprechend der Abminderung der Neigung gegen die Oberfläche die tangentiale Komponente von A aus bei den jeweils weiter aufwärts folgenden Radien immer mehr und, in dem von uns gewählten Beispiel, auch immer

schneller abnehmen. Von M anfangend stehen die Strahlen bei der ziemlich willkürlich gewählten Form der peripheren Kurven ungefähr senkrecht zur Oberfläche. Die Details dieser schematischen Zeichnung haben natürlich keinen allgemeinen Werth mehr; indessen werden ganz ähnliche Fälle gewis auch in der Natur gelegentlich vorkommen.

Aus der rechten Hälfte der nämlichen Figur ist dann ferner zu ersehen, wie sich ungefähr das Bild der Strahlenverschiebung unter der Einwirkung der Tangentialkräfte gestalten würde. Radius A rückt am weitesten nach aufwärts, etwa bis A^1; Radius B bleibt schon etwas zurück und wandert bis B^1 und so fort. Gegen den positiven Pol der Figur hin drängen sich die Strahlen erheblich zusammen; dort liegen sie sehr dicht, während sie am negativen Pol viel weiter auseinanderstehen. Das Flächenstück R A^1, ist am meisten gedehnt und am stärksten gespannt, am meisten erschlafft das gegenüberliegende Flächenstück V P^1.

Es ist nun gewiss nicht zu bezweifeln, dass bei der Zelle die Wanderung der Radien dem Principe nach sich in dieser Weise abspielen muss. Dann ist aber auch die frühere Gleichgewichtslage des Centrums nicht mehr möglich, da die Zahl der das Centrum kernwärts herabziehenden Fasern vermindert, dagegen die in entgegengesetztem Sinne wirkenden erheblich vermehrt sind. Somit muss sich das Centrum nach dem positiven Ende des Radius vector hin verschieben bis eine neue Gleichgewichtslage erreicht ist. In der Figur 13, linke Hälfte der Zeichnung, habe ich daher das Centrum ein Stück weit nach aufwärts verlegt, um die mit der Strahlenverschiebung einhergehende Wanderung desselben schematisch zur Anschauung zu bringen. Die Bilanz der Kräfte wird, wie ersichtlich, im Allgemeinen dadurch hergestellt, dass die Strahlen A, B und die ihnen folgenden von neuem gespannt werden, während umgekehrt ihre Antagonisten (P, O, N etc.) erschlaffen.



Figur 13.

Die in mechanischem Sinne ungemeine Komplexität dieser Vor-

gänge findet nun einen neuen Ausdruck darin, dass durch die Ortsveränderung des Centrums auch wieder die Lage der Strahlen und ihre mechanischen Effekte sich ändern. Es liegt mir nun ferne, alle Einzelheiten, die hier etwa in streng physikalischem Sinne in Betracht kommen könnten, in Rechnung zu bringen, denn von den neu auftretenden Umständen sind, wie ich denke, nur wenige von erheblichem Belang. Vergleicht man Fig. 13 links mit Fig. 12 rechts, so sieht man, dass mit dem Ausweichen des Centrums in positiver Richtung die Tangentialkräfte wachsen, da die Neigung der Radien gegen ihre Tangenten erheblich wächst, und zwar nehmen sie offenbar im oberen Abschnitte der Figur (etwa zwischen P und G) erheblicher zu als im unteren. Es fragt sich nun, ob hierdurch die Bewegungstendenz des Centrums begünstigt wird oder nicht. Ich denke, dass dies bis zu einem gewissen Grade der Fall ist; denn durch einen Zuwachs der Tangentialkraft wird die Verschiebung der Insertionspunkte der Radien in der Richtung nach dem positiven Ende des Radius vector begünstigt; durch diese Verschiebung ward aber gerade die Wanderung des Centrums eingeleitet. Dennoch kann letztere nicht beliebig weit gehen, vielmehr ist sie in enge Grenzen gebannt. Mit dem Aufsteigen des Centrums würde nämlich die Tangentialkraft der zwischen P und G gelegenen Radien sehr rasch in steigendem Maasse zunehmen, in dem nämlichen Maasse müsste aber die Radialkraft, welche die unmittelbare Ursache der Wanderung des Centrums ist, abnehmen. Für die positive Bewegung des Centrums müsste also bald ein bestimmter Grenzwerth erreicht werden, der indessen zur Zeit nur experimentell in ungefährer Weise ermittelt werden könnte. Ausserdem ist in Rechnung zu ziehen, dass der vom Centrum intendirten Bewegung, je mehr dasselbe sich dem positiven Ende des Radius vector nähert, auch immer mehr Antagonisten erwachsen, was leicht klar wird, wenn man den Radius F_1 der Fig. 12 rechts mit dem entsprechenden Radius F der Fig. 13 links vergleicht: dort ist der Radius Synergist, hier ist er Antagonist der Bewegung.

Wenn der Leser bis hierher gefolgt ist, so wird er das Bedürfniss haben, sich diesen ganzen Vorgang kurz und drastisch vorzustellen, und ich glaube, man wird das Richtige treffen, wenn man sagt, dass bei Zellen mit mehr oder minder dehnbarer Wand sich das Radiärsystem in entsprechend höherem oder geringerem Grade über dem Kern zusammenzieht und im extremen Falle seinem grössten Antheile nach sozusagen neben den Kern zu liegen kommt, während dieser selbst an dem plasmatischen Zellleibe gleichsam eine Ausbauchung verursacht. Das Radiärsystem hat mithin die Fähigkeit sich unter Umständen, die von der Beschaffenheit der Zellwand abhängen, über dem Kern zu kontrahiren, etwa wie der Uterus

bei der Geburt über dem Kinde, nur dass der Kern nicht ausgestossen wird, sondern in eine Art von Aussackung der Zelle zu liegen kommt. Dies mitunter zu beobachtende Verhältnis zwischen Kern und Zellleib ist schon von von Lenhossék gelegentlich gewürdigt worden (Nr. 14, S. 366).

Es bleibt nur noch übrig die Frage aufzuwerfen, ob mit dem soeben beschriebenen Vorgang nicht auch ein äusserer Gestaltswechsel der Zelle verbunden sein kann. Dies lässt sich nur schwer mit vollkommener Gewissheit bestimmen, darf aber mit einiger Sicherheit vermuthet werden. Betrachten wir nämlich in Fig. 13 linkerseits die zwischen P und G befindlichen Radien, so liegt der Gedanke nahe, dass ihre Spannung bei der allmählich sich vollziehenden Verschiebung ihrer Insertionspunkte nach aufwärts schliesslich dem absoluten Maasse nach eine sehr geringe sein wird. Hieraus ist nicht der Schluss zu zu ziehen, dass sie das Centrum nicht vom Kern abzuziehen vermöchten, denn der grösste Theil aller Radien liegt in dem oberen Abschnitte der Figur und ihre Wirkung auf das kleine Centrum summirt sich an diesem in ausserordentlichem Grade. Hiervon vermag man sich leicht an meinem Modell zu überzeugen: eine grosse Anzahl gering gespannter Radien üben in ihrer Gesammtheit eine bedeutende Kraft auf das Centrum aus. Wollen wir nun aber die Wirkung eben dieser Radien auf die Peripherie taxiren, so ist in Rechnung zu ziehen, dass die von ihnen entwickelten Radialkräfte sich auf einen verhältnismässig weit ausgedehnten Flächenabschnitt vertheilen. Mithin kann eine grössere Anzahl schlaff gespannter Radien wohl zu einem bedeutenden Effekt an dem Centrum als dem gemeinschaftlichen Angriffspunkt der Kraft führen, während demgegenüber die von ihnen an der Peripherie ausgeübten bewegenden Kräfte oder Widerstände gering sind.

Wir nehmen nun an, was wahrscheinlich in der Natur vielfach der Fall sein wird, dass diejenigen Radien, welche im weiteren Umfang des positiven Poles der Zelle, zwischen P und G in unserer Figur 13, gelegen sind, schliesslich eine überhaupt nur geringe Spannung noch aufweisen, dann würde gegenüber dem cellulären Binnendruck die Einheit des Flächenabschnittes in eben diesem Bereiche auch nur einen geringen Widerstand zu leisten vermögen. Der Turgor ist ja gleich dem cellulären Binnendruck plus der Spannung der Wand plus der Radialkraft ($T = D + S + P$). Die Höhe des Turgors muss auch an allen Stellen der Zelloberfläche den nämlichen Werth erreichen. Der Druck im Innern ist aber selbstverständlich an allen Stellen der Zelloberfläche der gleiche. Sollte also die von der Flächeneinheit der Zellwand auf den Zellinhalt ausgeübte Pressung ($S + P$) in einen bestimmten Bereich sinken, so muss nothwendig eine Gestaltsveränderung der Zelle erfolgen. Wir haben nun aber an der Hand unserer Sche-

mata (Figur 12 rechts und Figur 13 links) bereits gesehen, dass die Spannung der Zellwand (S) in der Richtung nach dem positiven Pol immer mehr abnimmt, und ist nun auch, wie wir dies als möglich voraussetzten, die Spannkraft der Strahlen auf eben jener Strecke eine sehr geringe, so wird die von der Flächeneinheit der Zellwand ebendort ausgeübte Pressung oder ihr Widerstand (S + P) gegen den Binnendruck (D) ebenfalls gering sein, trotzdem hier mehr Radien auf das Einheitsmaass der Fläche entfallen als anderen Orts in der Zelle. Es ist also, wenn die mechanischen Bedingungen alle zutreffen, und diese werden bei der Vielgestaltigkeit der Natur des öfteren gegeben sein, sehr wahrscheinlich, dass die am positiven Pole von der Wandschicht auf den Zellinhalt ausgeübte Druckwirkung nicht mehr im Gleichgewicht ist mit dem vom Zellinneren her ausgeübten Gegendruck (D). In diesem Falle folgt eine Gestaltsveränderung der Zelle, so zwar, dass der positive Pol vorgebaucht wird, während weiter abwärts davon, der Aequatorialregion benachbart, die Zellwand einsinkt, oder kurz ausgedrückt: der Zellkörper muss sich im Sinne des Radius vector (R V) strecken. Diese Gestaltsveränderung habe ich in Figur 13 rechter Hand angedeutet. Folgebewegung dieser Veränderung wäre ein abermaliges Ausweichen des Centrums nach dem positiven Ende des Radius vector hin, wie dies ebenfalls in Fig. 13 rechts angedeutet wurde. — Ich erinnere daran, dass auch die Konstruktion dieser letzteren „Phase“ der Bewegung auf einer logischen Unterscheidung beruht, da unter der Bedingung der Dehnbarkeit der Zellwand die sämmtlichen geschilderten Bewegungen simultan zum Ablauf kommen müssen. Es wird übrigens wohl ohne Weiteres klar sein, dass mit der Kontraktion des Radiärsystems über dem Kern eine Streckung der Zelle im Sinne ihrer Hauptachse mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden darf.

Fasse ich Alles zusammen, was in Betreff der definitiven Gleichgewichtslage ruhender Zellen von mir ermittelt worden ist, so ergiebt sich, dass der Zustand des statischen Gleichgewichtes sich in mikroskopischer Hinsicht unter verschiedenen Bildern präsentiren kann. Eine erste Form wird durch das Schema der Figur 1 dargestellt; hier sind die Spannkräfte der Radien und der Zellwand, sowie die Widerstände des Kerns und der Binnendruck alle untereinander im Gleichgewicht, wobei der Turgor relativ hoch sein muss. Beispiel: Viele der gewöhnlich vorkommenden Leukocytenformen, namentlich solche der kleinsten Art.

Setzen wir nun den Fall, dass der Kern dem auf ihm lastenden Druck nachgiebt, so erhalten wir eine Umformung des Kerns zur Sack-, Hufeisen- und Ringform, wobei das Centrum allmählich nach der Zellenmitte einrückt. Hier sei kurz erwähnt, dass Boveri eine Um-

formung des Kerns auf Grund des Spannungsgesetzes nicht für möglich hält und glaubt, dass meine eigenen Abbildungen dem widersprechen. Boveri hat sich aber geirrt, denn diejenigen Momente, welche von Seiten des Kerns aus hier in Betracht kommen, sein Turgor und sein Volumen im Verhältniss zum Zellkörper, sind von Boveri garnicht in Rechnung gezogen worden. Ausserdem geht der Autor von der absoluten Identität der Strahlen aus, eine Annahme, die erkenntnisstheoretisch falsch ist (siehe oben S. 284). — Je nach den Widerständen, die der Kern entwickelt, und je nach der Kraft der betheiligten Radien kann die definitive Gleichgewichtslage früher oder später erreicht werden, so dass nicht nothwendig jeder sackförmige Kern sich schliesslich in einen ringförmigen umwandeln und ebenso nicht nothwendig das Centrum in jedem Falle die Zellenmitte erreichen muss. Beispiel hierfür sind wiederum viele der gewöhnlich vorkommenden Leukocytenformen mit polymorphem Kern (Nr. 6, S. 508; Nr. 7, S. 511).

Setzen wir ferner, wiederum von dem Schema der Fig. 1 ausgehend, den Fall, dass nicht der Kern nachgiebt, wohl aber die Zellwand, indem sie (ad I) einem gleichmässigen Wachsthum in allen ihren Theilen unterliegt, so folgen hieraus schliesslich stabile Zellformen, welche der Fig. 9 und 10 analog sind, da die Radialkraft in Bethätigung tritt. Sollte ferner die Zellwand (ad II) mehr oder weniger dehnbar sein, dann haben wir nicht nur eine bedeutende Streckung im Sinne des Radius vector, sondern auch eine ebenso bedeutende Abhebung des Centrums vom Kern, wie in dieser Arbeit hergeleitet wurde. Beispiele für diese Formen der Ruhelage findet man unter den Leukocyten und besonders bei den Geschlechtszellen.

Es giebt endlich noch eine andere, sehr erheblich abweichende Form des cellulären Gleichgewichts, welche indessen nur theilweise aus dem Spannungsgesetz verständlich wird. Repräsentanten sind hier die Cylinderepithelzellen, bei denen allerdings die drei kritischen Punkte der Zelle immer noch auf eine Gerade (Radius vector) fallen; aber das Centrum nimmt dabei in typischen Fällen eine extrem periphere Stellung ein, die nur durch die Mitwirkung besondrer, bisher unbekannter Nebenursachen bedingt sein kann (Nr. 10).

Ich schliesse nun das obige Kapitel und komme weiterhin auf die **Mitose** zu sprechen.

Es ist durchaus nicht meine Absicht, die ganze Mechanik der Mitose im Sinne des Spannungsgesetzes von Neuem durchzusprechen, denn diese kleine Arbeit soll nur eine Ergänzung zu meinen früheren Schriften bilden, wobei ich den äusserlichen Zweck verfolge zu zeigen,

wie mein neues Modell geeignet ist, bis zu einem gewissen bescheidenen Grade die für die mitotischen Bewegungen in Betracht kommenden Kräfterelationen zu demonstriren.

Da nun in Nachfolgendem gezeigt werden soll, dass das Spannungsgesetz bei den äquivalenten Zelltheilungen, d. h. bei jenen Theilungen, bei denen gleiche Tochterzellen geliefert werden, ein Hauptfaktor bei dem Zustandekommen des an dem Zellleibe sich vollziehenden äusseren Formwechsels ist, so habe ich das Bedürfniss empfunden, die in Betracht kommenden äusseren Umgestaltungen der Form im Verhältnis zu den Bewegungserscheinungen der beiden mitotischen Centren noch einmal genau durchzuuntersuchen; denn es muss ja die jeweilige Stellung der Centren in einer näheren Beziehung zu der Form und zu den Bewegungen des Zellumfanges stehen, da nämlich das Spannungsgesetz nach beiden Richtungen hin gleicher Weise von Einfluss ist.

Für diese von mir beabsichtigte Untersuchung (welche in den Monaten Mai und Juni 1896 zur Ausführung kam) durften gewöhnliche Gewebezellen nicht zu Grunde gelegt werden, denn diese werden in ihrer äusseren Form sehr wesentlich durch die Nachbarelemente, bezw. durch die räumlichen Verhältnisse der Umgebung beeinflusst und eine spezifische, zwangsweise von aussen her aufgenöthigte Zellgestalt könnte ja, durch Vermittelung des Spannungsgesetzes, auch wiederum die Lage der Centren beeinflussen. Den denkbar einfachsten äusseren und inneren Bedingungen würde gewiss nur eine kugelige Zellform entsprechen, welche frei im umgebenden Medium suspendirt wäre und die Struktur des Leukocyten besässe. Allein die indirekte Theilung am weissen Blutkörperchen nach den oben angegebenen Richtungen hin genauer zu untersuchen, das wäre nach meinen bisherigen Erfahrungen eine Aufgabe, die auf enorme Schwierigkeiten stossen würde. Ich habe mich daher mit einem Objekt, das den theoretischen Anforderungen weniger genau entspricht, begnügt und die Untersuchung am rothen Blutkörperchen des Entenembryos durchgeführt.

Diese Zellen haben im Ruhezustande meist die Gestalt einer sehr regelmässigen bikonvexen Linse, an deren scharfem Rande der von mir aufgefundene und von Dehler (Nr. 2) genauer beschriebene durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Reifen liegt (siehe Fig. 10 in Nr. 11). Innerhalb dieses Reifens ist die Masse der Zelle ausgespannt wie ein Tropfen in einer Oese. Wir hätten hier also eine specifische Abweichung von der Kugelgestalt der Zelle, welche indessen für die beabsichtigte Untersuchung wenig in Betracht kam, da nämlich die Blutzellen im Beginne der Mitose sich kugelig abrunden. Viel übler war rüf mich in Rücksicht auf den gedachten Zweck der Umstand, dass, wenigstens bei jener Serie von Präparaten, von der ich alle meine Ab-

bildungen hergenommen habe, die Mikrocentren der ruhenden Blutkörperchen keine konstante Lage hatten. Beim Hühnerembryo fand Dehler die Stellung der Centren im Grossen und Ganzen gerade so beschaffen wie beim Leukocyten: sie liegen nächst der Zellenmitte oder, wenn sie von dieser durch den Kern abgedrängt wurden, so entfielen die drei kritischen Punkte auf eine Gerade, die Zellenachse. Eine Reihe von Abweichungen wurde allerdings schon damals von Dehler beobachtet, jedoch nach gemeinsamer Besprechung dahin erklärt, dass die betreffenden Individuen wahrscheinlich noch in der Telophase der Mitose befindlich seien. Hier beim Entenembryo finde ich nun die Abweichungen von der normalen Stellung wohl ebenso häufig wie diese selbst. Nun ist es aber möglich, dass die von mir untersuchten Embryonen der ersten Entwicklungstage sehr rasch gewachsen sind, so dass vielleicht der grösste Theil aller Blutkörperchen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mitosen überhaupt nicht völlig zur Ruhe kam, daher auch die definitive Gleichgewichtslage der Centren nicht erreicht wurde. Ich gedenke diesen Punkt experimentell weiter zu verfolgen, da man wahrscheinlich den Gang der Entwicklung durch niedrige Temperaturen zunächst verzögern und darauf folgend durch langsame Abkühlung zum völligen Stillstand bringen kann. Es würde unter diesen Bedingungen wohl eine konstante Einstellung der Centren, wie sie der gewöhnlichen Form der Ruhelage, d. h. dem Spannungsgesetze entspricht, zu beobachten sein.

Da ich, wie gesagt, schon bei den ruhenden Zellen keine konstante Orientirung des Centrums finden konnte, so habe ich in meinen Präparaten auch im ersten Beginn der Mitose das schon getheilte oder noch ungetheilte Mikrocentrum nicht in regelmässig fixirter Lage getroffen. Indessen stehen mir gerade für die initialen Stadien der Theilung grössere Erfahrungen nicht zu Gebote, da es bei diesem kleinen Objekt sehr schwer ist, ihrer überhaupt habhaft zu werden. Es könnte wohl möglich sein, dass sich bei einem Ueberblick über eine grössere Reihe von Individuen, welche gerade eben in die Mitose eintreten, herausstellen würde, dass das Mikrocentrum zu dieser Zeit in der Mehrzahl der Fälle oder dem Durchschnitte nach an einen bestimmten Platz einrückt. Bei unserem Objekt wird ausserdem das Urtheil über den natürlichen Ort des Centrums zu Beginn der Theilung dadurch besonders erschwert, dass in dieser Epoche die Zelle häufig eine irreguläre Form zeigt. Man trifft da Knäuelstadien (Fig. 15 a) von lappigem Umriss, von mitunter so unregelmässiger Gestaltung, dass es kaum angängig erscheint, sich die betreffenden Individuen in bestimmter Art orientirt zu denken. Dann entfällt natürlich die Möglichkeit, die Lage des Mikrocentrums in Beziehung auf den Kern und den Zellumfang einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

Wenn nun derartige unregelmässige Formen mitotischer Knäuel-

stadien vorliegen, wie Fig. 15 a eine zeigt, ist man begreiflicher Weise geneigt, an amöboide Bewegungen zu denken. Dennoch ist das eigenthümliche Gepräge der Zellgestalt für unsere Fälle mit Wahrscheinlichkeit nicht auf Eigenbewegungen zurückzuführen, sondern diese Erscheinungen dürften folgenden Grund haben. Es verschwindet im Beginn der indirekten Theilung, wie schon Dehler beobachtete, der periphere Reif. Die bikonvexe Linsengestalt wird aufgegeben und die Zelle zeigt die Tendenz sich abzurunden. Nun ist natürlich die Oberfläche einer bikonvexen Linse bei Weitem grösser als die einer Kugel von gleichem Volumen. Ist also der periphere Reif verschwunden, so muss folgerecht die straffe, oft nahezu mathematisch regelmässige Linsenform verloren gehen, und der Zellkörper repräsentirt dann zeitweilig einen schlaffen Sack, bei welchem die Oberfläche relativ gross und das Volumen relativ klein ist. Daher die stumpflappigen Ausbuchtungen an der Oberfläche. Wahrscheinlich kommt die spätere Kugelform der Zelle nicht durch Zunahme des Volumens, sondern durch Verminderung der Zelloberfläche zu Stande. Die völlige Abrundung tritt bald etwas früher, bald etwas später ein, denn man findet einerseits feinfädige Knäuel, die schon Kugelgestalt besitzen, während daneben grobfädige existiren, die noch immer das amöboide Aussehen zeigen.

In den frühen Knäuelstadien[1]) findet man neben den Chromatinfäden häufig noch grobe Chromatinstücke (Fig. 14 a und b); sind diese geschwunden, so lässt sich im günstigen Falle ein deutliches Polfeld am Kern gewahren. Den Moment der Theilung des Mikrocentrums konnte ich bei diesen kleinen Zellen nicht mit Sicherheit erhaschen. Findet man am Knäuel nur ein einfaches Centrum vor (Fig. 15 a), wie das häufig der Fall ist, so liegt immerhin der Zweifel nahe, ob nicht das zweite Centrum durch das Messer weggeschnitten sein könnte. Bei den Zellindividuen der Fig. 14 a und 15 a ist aber wohl nur ein Centrum vorhanden gewesen, denn dieses erschien im Präparate hier wie dort besonders gross, während bekanntermaassen die beiden Theilcentren der Mitose mindestens anfänglich im Verhältniss zum Muttermikrocentrum der ruhenden Zelle durch ihre Kleinheit sich auszeichnen.

Die Zusammensetzung des Muttermikrocentrums aus einzelnen Centralkörpern, welche nach den Erfahrungen an der ruhenden Zelle angenommen werden muss, ist in Fig. 14 a nur angedeutet, in Fig. 15 a nicht erkennbar. Im Hinblick auf den Zweck dieser Untersuchung lag mir nichts daran, die einzelnen Centralkörper herauszudifferenziren, vielmehr kam es mir nur auf die möglichste Deutlichkeit der ganzen Mikrocentren an, und so habe ich mich an solche Serien gehalten, wo

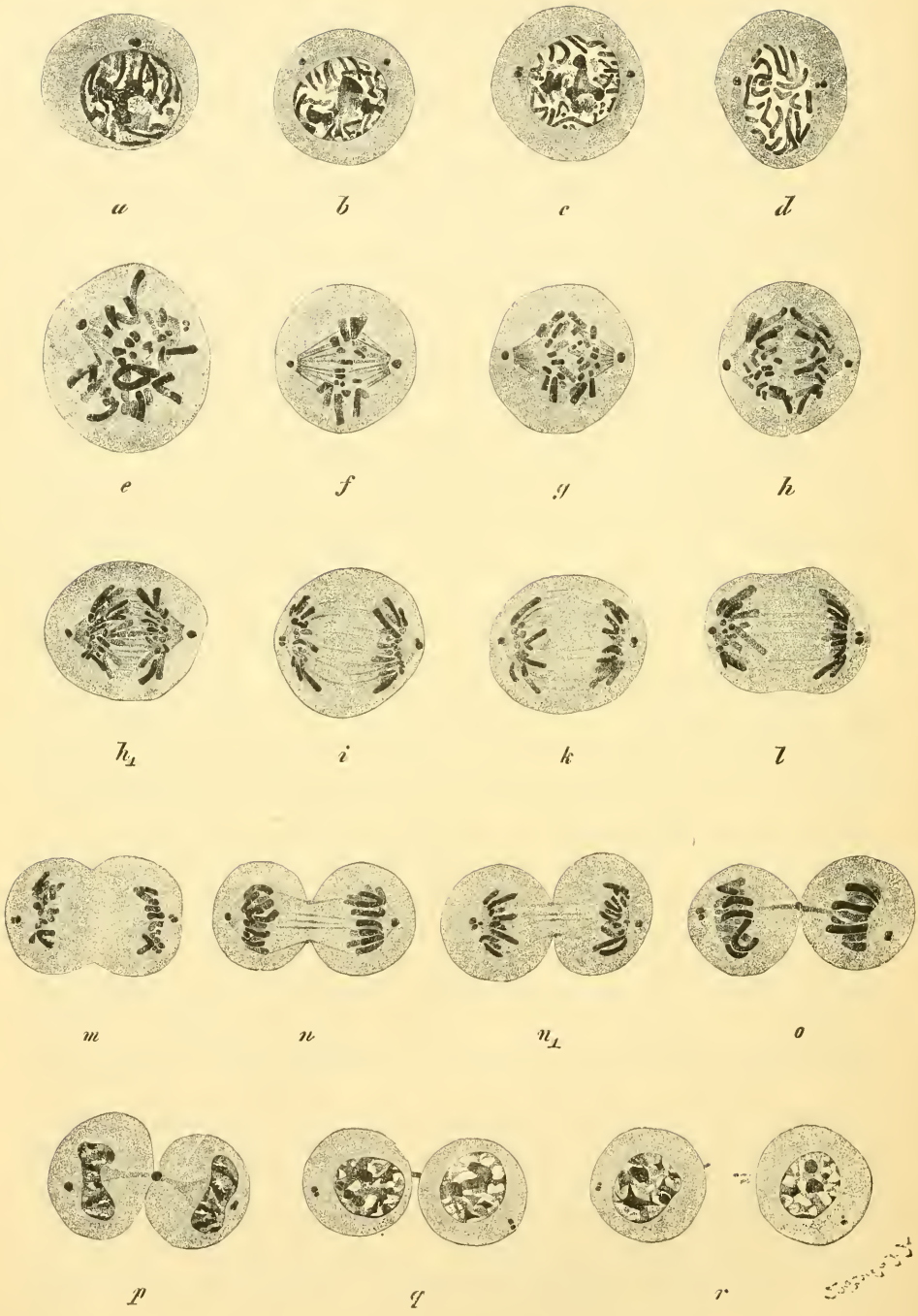
[1]) Die Vergrösserung der Zellen in Fig. 14 und 15 ist gleich 2500!

die Mikrocentren leicht als relativ grosse, sehr stark tingirte Gebilde hervortreten. In diesem Falle verschmelzen die Centralkörpergruppen gerne zu grösseren Verklumpungsfiguren. Mithin kann ich bei den hier beigefügten Mitosebildern dafür die Garantie nicht übernehmen, dass die in ihnen sichtbaren scheinbar einheitlichen Centren wirklich nicht mehr in sich zusammengesetzt sind; ja es ist geradezu anzunehmen, dass in vielen meiner Zeichnungen grobe Verschmelzungsprodukte der eigentlichen Elemente der Centren, der Centralkörper, vorliegen.

Sind die Mikrocentren bereits verdoppelt, so trifft man die Tochtercentren meist schon ziemlich weit von einander entfernt (Fig. 14 b u. c). Zwischen ihnen spannen sich nicht selten dunklere oder hellere Substanzstreifen aus, welche ich auf die Anlage der Centralspindel (ausserhalb des Kerns!) beziehe. Die Centren wandern nun in nächster Nachbarschaft der Knäuelfigur um dieselbe herum; sie bewegen sich mithin paratangential zur Kernoberfläche und zwar offenbar in entgegengesetzten Richtungen. Ob die Wegstrecke des einen Centrums genau so gross ist wie die des anderen, lässt sich bei diesem Objekte nicht ausmachen, da bei den rothen Blutkörperchen die festen Orientirungspunkte fehlen, in Beziehung auf welche die Bewegung der Centren taxirt werden könnte.

Die Centren nehmen nun schliesslich, ehe noch die kuglige Form des Knäuels verloren geht, ehe also die Chromatinfigur in die Umordnungsphasen eintritt, an dem jetzt häufig central gelegenen Kern eine Gegenüberstellung ein. Es entspricht dann die präsumptive Spindelachse einem Durchmesser der kugligen Zelle (Fig. 14 d, 15 b). Man hat den Eindruck, als ob ein jedes Tochtercentrum von der Anfangsstellung aus um 90° am Kern herumgewandert wäre. Diese Knäuelfiguren mit einander gegenübergestellten Centren sind in meinen Präparaten ganz ungemein häufig. Die Centren nehmen übrigens gar nicht selten auch bei späten Knäuelstadien nicht genau die gegenüberliegenden Kernpole ein, so dass, wenn der Kern selbst central liegt, die Verbindungslinie der Centren nicht die Mitte des kugligen Zellkörpers schneidet, sondern peripher verschoben erscheint. Daraus kann dann eventuell beim Uebergang zur Monasterfigur eine excentrische Lage der Spindel folgen (vergl. das Umordnungsstadium der Fig. 14 e). Nimmt der Knäuel selbst eine excentrische Stellung in der Zelle ein (Fig. 14 d), so werden die Centren wahrscheinlich die entgegengesetzten Pole des Kerns niemals erreichen; vielmehr werden sie voraussichtlich nur so weit am Kern entlang wandern, bis ihre Verbindungslinie im Durchmesser des kugligen Zellkörpers steht (Fig. 14 d); Bilder, welche dieser Situation entsprechen, sind thatsächlich in den Präparaten vielfach anzutreffen.

Noch mehrere Punkte müssen für diese Stadien der Theilung besonders hervorgehoben werden.



Figur 14.

Erstlich leidet keinen Zweifel, dass das Tochtercentrum schon jetzt in sich getheilt sein kann, so dass es dann aus zwei Centralkörpern besteht (Fig. 14d, 15b).

Zweitens ist zu beachten, dass der Kern bei diesem Objekt meist im Verhältniss zum Zellkörper recht gross ist; so kommt es, dass gewöhnlich schon in den Prophasen die Tochtercentren der Zellperipherie nahe gerückt sind, wie man sich leicht nach Analogie der

Figur 15.

Figur 14c wird vorstellen können; ist der Kern sehr gross, so können die beiden Centren sogar hart an der Zellenperipherie stehen. Ist der Kern dagegen klein, so liegen die Centren mehr nach einwärts (Fig. 15b).

Liegt ferner der Kern excentrisch, so kann das eine Centrum dem Zellumfang näher liegen als das andre (Fig. 14c); hieraus leiten sich offenbar die häufigen Fälle einer stark excentrischen Stellung der

Spindel im Muttersternstadium ab (Fig. 15i). Wir haben mithin schon im Anfang der Mitose eine ganze Reihe von Variationen in der räumlichen Anordnung der Theile zu verzeichnen.

Ein Faktum wäre schliesslich noch zu erwähnen, welches offenbar mit der Mechanik der Mitose auf diesen Stadien unmittelbar zusammenhängt. Man findet nämlich ganz gewöhnlich die späteren Knäuelformen derart abgeplattet, dass der optische Durchschnitt des Kerns in einer Richtung senkrecht zur Verbindungslinie der Centren verlängert erscheint (Fig. 14d). Dabei sind die Centren nach wie vor in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns gelegen. Man hat den Eindruck, dass dem Kern die abgeplattete Gestalt durch Druckwirkung in der Richtung von beiden Centren her aufgenöthigt wird.

Ueber die sogenannten Umordnungsphasen (Fig. 14e, 15c und d) habe ich wenig zu sagen; sie sind wie die Knäuel in meinen Präparaten recht häufig. Der Process der Verlagerung der Chromosomen ist schon bei den gewöhnlichen Gewebe-Mitosen des Salamanders, also bei einem günstigen Objekte, schwer zu verfolgen. Hier, bei so enorm kleinen Zellen, lassen sich genauere Feststellungen über den Modus der Schleifenwanderung nicht machen. Bemerkenswerth ist, dass bei den gewöhnlichen Eisenhämatoxylinpräparaten — ohne Nachfärbung — um diese Zeit die Spindel in einigen Fällen deutlich sichtbar ist (siehe die angezogenen Figuren). Die stärkeren Fibrillen, die in ihr von nun an immer kenntlicher werden, gehören wahrscheinlich ohne Ausnahme dem Spindelmantel an. Mit vollkommener Sicherheit lässt sich dies selbst für die Muttersternstadien bei der Kleinheit des Objektes nicht aussagen, doch habe ich ein Durchlaufen der gröberen Fasern von Pol zu Pol niemals beobachtet.

Die ausgebildete Spindelfigur des Monasterstadiums (Fig. 14f, 15e und f, i und der nächst anschliessenden Phasen (Fig. 14g, h, i) tritt in sehr vielen Fällen bei einem gewissen nicht zu hohen Grade der Extraktion sehr stark hervor und es lassen sich dann an ihr einige interessante Einzelheiten beobachten. Die auffallend starke Färbbarkeit der Spindel beruht auf der Anwesenheit relativ grober Fibrillen, welche zum Pole konvergirend dem Anscheine nach in einiger Entfernung vom Mikrocentrum plötzlich enden. Daher sehen die Spindelspitzen wie quer abgeschnitten aus und es macht den Eindruck, als ob das Mikrocentrum an jenem Orte, welcher der idealen Verlängerung der Spindelfibrillen entspricht, frei über dem abgeplatteten Pol schwebt. Dieser Zustand der Spindelfigur repräsentirt nicht etwa einen selten zu beobachtenden Ausnahmefall, sondern eben dieses Faktum kann man unzählige Male immer und immer wieder beobachten. Sieht man sich die Sache genauer an, so gewahrt man, dass die Fibrillen am abgestumpften Ende der Spindel mit geringen

nicht sehr scharf abgesetzten Anschwellungen enden. Diese letzteren pflegen die Farbe etwas stärker zurückzuhalten, so dass mithin im optischen Längsschnitt die Spindel in der Nähe der Pole mit einer dunklen Querlinie aufhört. Wenn wir dieser am Präparate unsere besondere Aufmerksamkeit widmen, so können wir, obwohl mit Mühe, feststellen, dass das Spindelende in Wahrheit nicht quer abgestutzt ist, sondern dem Mikrocentrum mit einer geringen Konkavität zugewendet ist, denn der entsprechende Endkontour verläuft in einer Reihe von Fällen deutlich koncentrisch zur Oberfläche des Mikrocentrums, eine Thatsache, die nur aus dem Grunde sich nicht stärker bemerkbar macht, weil das Spindelende einen sehr geringen Querdurchmesser besitzt. Hat sich die Spindel besonders stark tingirt, so erhält man im günstigen Falle den Eindruck, dass sie sich über ihr scheinbares Ende hinaus doch noch bis zum Mikrocentrum hin fortsetzt, wenn auch bei meinen Präparaten in einer kaum merklichen Weise. Freilich kann die einzelne Spindelfibrille nicht mehr als solche bis zum Centrum verfolgt werden, sondern die Spindelspitze präsentirt sich als ein homogenes Gebilde, das sich nur durch einen etwas dunkleren Farbenton von der Umgebung abhebt. — Die an den Spindelpolen befindlichen Mikrocentren sind selten drehrund; meist erscheinen sie rundlich eckig und deuten auf diese Weise schon an, dass sie wiederum in sich zusammengesetzt sind. Wie schon auf früheren Stadien, so waren auch jetzt häufig an Stelle des Mikrocentrums zwei isolirte Centralkörper wahrzunehmen, von denen der eine kleiner war als der andere.

Die Lage der ausgebildeten Spindel ist nach dem, was schon früher über die Lage der Centren während der Prophasen gesagt wurde, leicht zu ermessen. In der Regel wird die Spindelachse durch den Zellmittelpunkt hindurchgehen; hierbei kann eine genau symmetrische Stellung der Centren vorhanden sein (14 f, 15 e), oder die Spindel ist in der Richtung ihrer Achse einerseits gegen die Peripherie hin verschoben (Fig. 15 i). Seltener treffen wir auf den Fall, dass die Spindel nicht in einen bestimmten Durchmesser des Zellkörpers hineinfällt, sondern nur einen solchen parallel liegt, so dass mithin nicht, wie im ersten Fall, eine „axiale", sondern eine „seitliche" Excentricität der Spindelfigur statt hat. Uebrigens entspricht eine axiale und gleichzeitig symmetrische Einstellung der Spindel dem gewöhnlichen Vorkommen. Die Grösse der Spindel im Verhältniss zum Zellkörper ist gleichfalls keine fest bestimmte, vielmehr ist sie in den einen und zwar selteneren Fällen relativ klein, so dass die Mikrocentren mehr im Innern des Zellkörpers liegen (Fig. 15 e), während sie in anderen Fällen wiederum so gross ist, dass die Centren dem äusseren Zellumfang nahe liegen (Fig. 15 f); ja es hat mitunter den Anschein, als ob die Mikrocentren die äussere Zellwand direkt berühren.

Die Chromosomen lassen in diesem Stadium (der Muttersternfigur) sehr leicht ihre Schleifenform erkennen. Auch ist leicht zu bemerken, dass sie flache Bänder bilden, deren schmale Kanten sich gegen die Pole richten. Nur in einigen Fällen konnte ich die Schleifenspaltung wahrnehmen (Fig. 15 f); auf früheren Stadien, in den Knäuelphasen, ist bei diesem Objekt nichts davon zu gewahren.

Für die in Rede stehende Phase der Mitose bleibt noch ein wichtiger Punkt zu besprechen übrig, nämlich die Frage nach der äusseren Zellgestalt. Bei der indirekten Theilung mancher Zellenformen kann man schon auf dem Monasterstadium mitunter die typische Streckung der Zelle im Sinne der Spindelachse wahrnehmen. Bei unserem Objekt ist, wenigstens in der Regel der Fälle, zu dieser Zeit der Process der äusseren Gestaltsveränderung noch nicht in Gang gekommen. Vor dem Monasterstadium habe ich niemals etwas davon wahrgenommen; ist zur Zeit desselben eine deutliche Verlängerung der Zelle in der Richtung der Spindelachse bereits vorhanden (Fig. 15 e), so ist sie doch meistentheils so geringfügiger Natur, dass man sie kaum für etwas besonders Bemerkenswerthes halten darf, da ebenso in freilich seltenen Fällen sich eine Verkürzung des Zellkörpers in der nämlichen Richtung beobachten lässt (Fig. 15 f). Es kann sich also um zufällige Varianten handeln, um Abweichungen von der in dieser Phase sonst sehr regelmässig gearteten Kugelgestalt, welche keinerlei theoretische Bedeutung mehr besitzen.

Während der nächstfolgenden mitotischen Phasen, die den Zeitraum der polwärts gerichteten Schleifenwanderung umfassen (Fig. 14 g, h und i), verschieben sich die Centren in der Richtung der Spindelachse bis hart an die Zellenperipherie, falls sie nicht schon vorher in dieser Stellung befindlich waren. Bei allen ausgebildeten Diasteren stehen mithin die Centren in extrem peripherer Lage; Ausnahmen kommen nicht vor. In dem Maasse, wie die Tochterschleifen nach den Polen zu wandern, verkürzen sich die stärker färbbaren Spindelfibrillen (Spindelmantelfasern), und zwischen den auseinanderweichenden Tochtersternen kommt in günstigen Fällen eine sehr feine Faserung zum Vorschein, welche wohl der Centralspindel zugehört. Ist der Diaster vollkommen konstituirt, so ist auch von einer Excentricität oder Asymmetrie in der Aufstellung der Spindelfigur nichts mehr zu bemerken.

Um diese Zeit ist die Zelle entweder noch immer streng kuglig, (Fig. 14 i) oder sie hat sich inzwischen (Fig. $14\,h_1$) im Sinne der Spindelachse gestreckt. Mithin findet man einerseits vollkommen ausgebildete Diasteren mit streng kugeligem Zellleib und andererseits mittlere Stadien der Schleifenwanderung bei schon gestrecktem Zellkörper. Die kugeligen Diasterformen strecken sich aber, bevor die Einschnürung eintritt, um etwas (Fig. 14 k), denn wenn die Einschnü-

rung beginnt, sind die Zellen schon sämmtlich ohne Ausnahme in der Richtung der Spindel verlängert. Mithin kommen wir für unser Objekt zu folgender wichtigen Feststellung:

Es kommen während der Zellenruhe ausserordentlich viele Varianten der Stellung von Mikrocentrum und Kern vor; Varianten analoger Art bestehen ebenso in grosser Menge während der indirekten Theilung. Im Verlaufe des gesammten Zellenlebens indessen kommt doch ein Zustand vor, der sich stereotyp in vollkommen unveränderlicher Form wiederholt, wo also eine Variation nicht statt hat. Dies ist das Stadium der Tochtersternfigur bei gestrecktem Zellleib und extrem peripherer Stellung der Centren (Fig. 14k).

Alle Blutkörperchen, mögen sie nun in der Zellenruhe oder während der vorangegangenen Stadien der indirekten Theilung ausgesehen haben, wie sie wollen, fallen an diesem Punkte ihrer Entwicklung in Eins zusammen und zeigen die nämliche Ausbildung ihrer äusseren und inneren Körperform. Dieser Zustand bedeutet aber kein Ruhestadium, sondern ist nur kurz vorübergehend. Unmittelbar darauf folgt die Einschnürung des Zellkörpers in der Aequatorialebene (Fig. 14l).

Die Metamorphose der Chromatinfigur hält von nun an ihr eigenes Tempo inne und ist im Verhältniss zu den Veränderungen des Zellkörpers bald um etwas voraus, bald um etwas zurück. Die Schleifen findet man, bevor sie völlig im ruhenden Kern verschwinden, häufig bedeutend „aufgequollen“ und dann kann man mitunter sehr schön ihre Zusammensetzung aus einer Grundsubstanz (Linin) und darin eingebetteten Kügelchen (Altmann'schen Chromatinkugeln) erkennen.

Die Einschnürung (Fig. 14l bis o) ist so beschaffen, dass zwei genau gleich grosse Tochterzellen gebildet werden. Der äquatoriale Einknickungswinkel der äusseren Zellwand scheint mir im Grunde der Einschnürung abgestumpft zu sein. Wenn die Zelle eine ausgesprochene „Semmelform“ angenommen hat, markiren sich häufig einige derbere Centralspindelfasern (Fig. 14n), welche in der Aequatorialebene zu kleinen Knötchen, den Rudimenten einer Zellplatte, anschwellen. Derartige kleine Knötchen liegen auch im Grunde der Einschnürung (Fig. 14n und n_1) in der Zellwand und man sieht von ihnen aus feine Fäden gegen die Ränder der Kernfigur hinziehen. Vergeblich habe ich mich bemüht in Erfahrung zu bringen, ob diese an der Spitze des Einknickungswinkels gelegenen Knötchen nicht vielleicht die optischen Durchschnittsbilder der von mir beim Leukocyten aufgefundenen Schnürringe sind (vergl. Nr. 6, S. 529). — Ist die Zelle vollkommen durchgeschnürt, so kommt das Flemming'sche Körperchen zum Vorschein (Fig. 14o und p; 15g und h), welches zwischen den beiden Tochter-

zellen liegt und nach Lösung derselben abgestossen wird (Fig. 15k). Die Fasern der Centralspindel werden bei der Durchschnürung zu derben Strängen zusammengerafft, welche, mitunter verbreitert, gegen den Kern hinziehen und bei ihrer gewöhnlich starken Färbbarkeit gut kenntlich sind (Fig. 14o, p; Fig. 15h). Die Rindenschicht dieser Stränge ist in der Nähe des Flemming'schen Körperchens etwas stärker färbbar, so dass sie an dieser Stelle mitunter den Eindruck von Röhrchen machen. In günstigen Fällen gewahrt man ausser dem Flemming'schen Körperchen (welches, wie schon erwähnt, zwischen den Zellen liegt) ganz genau an jener Stelle, wo der fadenförmige Centralspindelrest an den Zellkontour sich ansetzt, je ein feines Knötchen. Diese zwei Knötchen (Fig. 15k) scheinen dem durchgeschnürten Rest der Zellplatte zu entsprechen, während das Flemming'sche Körperchen selbst auf den über dem Centralspindelstrang zusammengezogenen Schnürring zu beziehen wäre. — Die früheren und mittleren Stadien der Durchschnürung sind ungemein häufig, die etwas späteren dagegen so selten, dass ich sie kaum jemals zu Gesicht bekam.

Die Gestalt der Tochterzellen ist häufig nicht rein kugelig, sondern in der Richtung der Spindelachse etwas abgeplattet. Merkwürdig ist auch, dass man hier und dort auf Unregelmässigkeiten der Zellgestalt in der Nähe der Pole trifft. Es sieht mitunter so aus — ich kann es nicht besser beschreiben — als ob der Pol mit Gewalt nach einwärts gezogen würde, während dafür in seiner unmittelbaren Nachbarschaft die Masse der Zellsubstanz in Form stumpflappiger Fortsätze nach aussen hin entweicht.

Was die Centren angeht, so kann es beim rothen Blutkörperchen des Entenembryos eine regelrechte genau bestimmbare Form der Telokinesis nicht geben, da, wie wir sahen, ja die Ruhelage der Centren und übrigens auch des Kerns wechselt. Da jedoch während des Ruhezustandes das Mikrocentrum nur selten stark peripher liegt, auf der Höhe der Anaphase aber eine solche Stellung ihm eigenthümlich ist, so muss es zu mehr oder minder stark accentuirten telophatischen Bewegungen der Centren und anschlussweise auch zu solchen des Kerns kommen; diese lassen sich nun thatsächlich häufig genug beobachten. Es ist nun die Frage, zu welcher Zeit die rückläufige Bewegung der Centren eintritt. Hierauf kann die Antwort ganz genau ertheilt werden.

Das Wiedereinrücken der Mikrocentren in das Zellinnere kann schon unmittelbar nach dem Beginn der Einschnürung einsetzen, so dass man auf mittleren Stadien der Durchschnürung gelegentlich die Centralkörper schon wieder tief in die Zellsubstanz eingebettet findet (Fig. 14n_1 links).

Mithin ist wahrscheinlich, dass die Einschnürung die mittelbare

ursächliche Bedingung für das Zustandekommen der Telokinesis ist. Aber wohlgemerkt: Sie kann zwar von dem Beginn der Einschnürung an eintreten, sie muss es aber nicht! So findet man vielfach vollkommen durchgeschnürte und bereits auseinandergefallene Tochterzellen, deren Centren noch sehr stark peripher stehen (Fig. 14r).

Die Zellen können sich im Uebrigen früher oder später von einander trennen, so dass in getrennten Tochterzellen die Kerne mitunter schon bläschenförmig sind, mitunter noch nicht (Fig. 14r und Fig. 15k). Erst später tritt dann der periphere Reifen in der Ebene eines grössten Durchschnittes auf (vergl. Nr. 11, Fig. 11); er ist genau in der Zellwand gelegen und Anfangs sehr fein. Durch sein relativ beträchtliches Wachsthum wird die vorhandene Zellsubstanz nach allen Raumesrichtungen hin auseinandergezogen, wie in einem Rahmen ausgespannt und zur bikonvexen Linsenform gebracht.

In Folgendem werde ich nun mehrfach auf die mechanischen Momente, die sich aus der oben betrachteten Mitose des rothen Blutkörperchens ergeben, zurückkommen. Zunächst sei mir aber Raum gestattet für einige kurze allgemeine Orientirungen.

Mit der **Mechanik der indirekten Theilung** hat sich eine ganze Reihe von Autoren in den letzten Jahren beschäftigt, doch wird meist übersehen, dass es nicht genügt, beliebige von den Radien ausgehende Zug- oder Druckkräfte anzunehmen, um die einzelnen Bewegungsphänomene der indirekten Theilung zu erklären. Es ist selbstverständlich, dass wenn man sich etwa wie Drüner oder Meves passend gelegene Strahlen auswählt und diesen eine Druck- oder Zugkraft substituirt, dass man damit schliesslich die ganze Mitose „machen" kann. Aehnlich leitet man in der Entwicklungsgeschichte aus einem einblättrigen Keim durch Ein- und Ausstülpung auf die einfachste Weise die Bildung eines ganzen Geschöpfes ab.

Aber das genügt unserem Kausalitätsbedürfniss nicht! Bei der Mitose müssen jederzeit alle von den Mikrocentren ausgehenden Strahlen ihrer Wirkung nach berücksichtigt werden, und man muss zeigen, nicht bloss, dass sie im Stande sind die Centren zu bewegen, sondern es muss die specifische Richtung der Bewegung jeweilen aus dem Zusammenwirken aller Radien erklärt werden. Mithin muss die Kraftwirkung jedes einzelnen Strahls nach einem bestimmten Gesetze zu jeder Zeit in bestimmter Weise abgemessen sein. Hierbei ist ferner in Rechnung zu ziehen, dass man nicht von der mitotischen Theilung einer einzelnen Zellform ausschliesslich ausgehen kann, da die Mitose nur im Allgemeinen ein stereotypes Gepräge zeigt, im Besonderen aber mannigfache, zum Theil weitgehende

Verschiedenheiten vorkommen. Ja bei ein und derselben Zellspecies zeigen sich, wie wir eben gesehen haben, normalerweise massenhafte Varianten der mitotischen Bewegungsvorgänge, so dass mithin auch die einzelnen Zellindividuen sich verschieden verhalten können.

Schliesslich muss man sich daran erinnern, dass die Mitosen kleiner Zellen ohne alle sichtbare Strahlenbildung ablaufen oder nur Spuren einer solchen zeigen, wie z. B. die Mitose der rothen Blutzellen. Die Kräfte, die man den Bewegungsvorgängen der Theilung unterlegt, müssen daher solche sein, welche der Zellsubstanz eigenthümlich sein können, auch wenn sie **keine** histologische Differenzirung zeigt.

Ich glaube daher nach wie vor, dass für die Wirkungsweise der Strahlen nur die Kontraktionskraft in Betracht kommt, welche gewiss jeder Sorte von Zellsubstanz, gleichviel welcher Beschaffenheit, zu eigen sein kann. Ich bleibe somit bei den bekannten Kräften der Physiologie und benutze die breite Basis der Muskellehre. Sind radiäre fibrilläre Differenzirungen vorhanden, so ist diese histologisch sichtbare Struktur nur ein besonderer Ausdruck für die Thatsache, dass in der betreffenden Zelle und in dem gegebenen Momente Kraftleistungen erfordert werden, welche ein relativ hohes Maass erreichen, d. h. es handelt sich um Erscheinungen der funktionellen Anpassung. Die Kraftleistungen werden in sehr grossen Zellen bedeutender sein als in kleinen, daher treten auch sehr schön ausgebildete Strahlungen vornehmlich in recht grossen Zellen auf, während sie in kleinen ganz oder fast ganz fehlen können. Sind nur geringe Kraftleistungen erforderlich, um die nöthigen Bewegungen zu veranlassen, so genügen eben auch „molekulare" Differenzirungen, welche unterhalb der Schwelle unserer technischen Hülfsmittel verborgen bleiben. Der Uebergang zwischen molekularer und histologischer Differenzirung muss aber in verschiedenen Fällen, die miteinander verglichen werden, als ein unmerklicher vorgestellt werden, oder besser: Molekulare und histologische Struktur gehen gleitend ineinander über, so zwar, dass die molekulare Differenzirung immer als die primär vorhandene angesehen werden kann, welche dann gegebenen Falls die Basis einer nachfolgenden histologischen Differenzirung wird. Die Unterschiede zwischen histologischer und molekularer Struktur können keine der Art, sondern nur solche des Grades sein. Zu sagen aber: wenn eine Struktur vorhanden ist, so muss es eine histologische sein und sonst giebt es keine, das wäre falsch. Ich würde in einer solchen Anschauungsweise nur einen groben Anthropomorphismus erblicken.

Was dann ferner das Gesetz anlangt, welches die Wirkungsweise des einzelnen Radius jeder Zeit bestimmt, so glaube ich dasselbe in

dem Spannungsgesetz gefunden zu haben. Demzufolge habe ich mich schon früher mit dem Nachweis abgegeben, dass dieses Gesetz auch während der Mitose in Gültigkeit bleibt; ich versuchte zu zeigen, dass sich aus ihm die Ortsveränderungen der Centren, besonders die specifische Richtung ihrer Bewegung, und ebenso die Gestaltsveränderungen des ganzen Zellkörpers herleiten lassen. Geht man aber auf die Dynamik der Mitose aus, so muss ein Gleichgewichtszustand, ein bestimmter statischer Zustand der ruhenden Zelle als nothwendige Grundlage gefordert werden. Dies Bedürfnis habe ich zuerst empfunden, und es ist für mich erstaunlich zu sehen, dass alle anderen Autoren bisher glaubten ohne eine solche feste Basis auskommen zu können. Also begann ich die Betrachtung bei der ruhenden Zelle und da ich das Spannungsgesetz als das Grundgesetz des stabilen Ruhezustandes erkannte, so zeigte ich, wie durch eine Störung des ursprünglichen Gleichgewichts unter Mitwirkung des Spannungsgesetzes eine ganze Serie der mitotischen Erscheinungen sich ursächlich begreifen lässt. Diese Beiträge zur Mechanik der Mitose trugen im Allgemeinen den Charakter naturwissenschaftlicher Deduktionen, welche aus dem Spannungsgesetze hergeleitet wurden, und ich habe bereits an anderer Stelle ausgesprochen, dass das deduktive Verfahren meiner Meinung nach ganz besonders geeignet ist, um die komplicirten Erscheinungen der indirekten Theilung unter bestimmten Gesichtspunkten zu ordnen (Nr. 10, S. 212). Diesen Deduktionen gingen freilich eine grosse Reihe von Beobachtungen über Mitose parallel, die ich in den letzten fünf Jahren an verschiedenen Objekten angestellt habe. Wenn nun Meves einen Satz Prenant's abdruckt, in welchem behauptet wird, dass meine mechanische und sehr vollständige Erklärung der mitotischen Schlussbewegungen „keine objektive Basis" habe und nur durch die Kurven angedeutet sei, die man in meinen schematischen Figuren findet, so zeigt dies nur, dass beide Autoren, von der gesetzmässigen Verfassung der ruhenden Zelle, auf welche die Mechanik der Mitose sich nothwendig stützen muss, keine Kenntniss haben, und wie sie nicht im Stande waren einzusehen, dass die von mir begründete Statik der ruhenden Zelle und das ihr zu Grunde liegende Gesetz auf dem Wege der Deduktion auch die objektive Basis für die erforderte Mechanik der Telokinesis abgeben konnte.

In seiner letzten Arbeit hat nun Meves die Drüner'sche Lehre von der Propulsivkraft der Radien und der Wachsthumsenergie der Centralspindel wieder aufgenommen und fordert sogleich für den Beginn der Mitose eine von den Strahlen ausgehende Druckwirkung ebenso wie eine die Centren auseinanderstemmende Kraftentwicklung von Seiten der jungen Spindelfigur. Ich muss sogleich hinzufügen, dass mir für die späten Stadien der Mitose nach eigenen Beobachtungen eine solche Triebkraft der wachsen-

den Spindel erwiesen zu sein scheint, worauf ich später noch zurückkommen werde, allein in der That nur in dem Sinne, dass die Centralspindel eine treibende Kraft liefert, deren specifische Richtung indessen allein durch das Spannungsgesetz bestimmt wird. Wie aber von einer besonderen Wachsthumsenergie der Spindelfigur auf den ersten Stadien gesprochen werden kann, bleibt mir unverständlich, denn die junge Centralspindel ist in den ersten Phasen ihrer Entwicklung ein so überaus zartes Gebilde, dass ihr keine besondere Widerstandsfähigkeit zugesprochen werden darf (vergl. Nr. 11, S. 252). Dies erhellt schon allein aus dem Umstande, dass die junge Spindel ausserordentlich substanzarm ist, so arm an färbbarer Materie, dass sie die Aufnahme der Farbstoffe nahezu verweigert. Fast alle Autoren, welche sie mit Hülfe starker Protoplasmafärbungen zu tingiren hofften, bilden sie als hellen Fleck auf dunklem Grunde ab; so auch Meves selbst. Wie soll man ein solches Gebilde für in besonderem Maasse resistenzfähig halten? Ausserdem ist bekannt, dass die jungen Spindeln sich leicht verbiegen und, wie Drüner sagt, die Form eines Nachens bekommen.

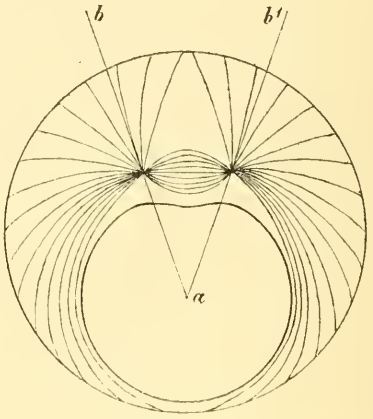
Nehmen wir aber mit Meves trotzdem an, dass die jugendliche Spindelfigur im Stande wäre durch ihr Wachsthum die Pole auseinanderzustemmen, so wollen wir dann weiterhin fragen, wie die mechanischen Verhältnisse bei der von Meves gleichzeitig behaupteten Propulsivkraft der Radien sich gestalten. Der Autor selbst hat eingesehen, dass beiderlei Kräfte an den Centren den einander entgegengesetzten Bewegungseffekt hervorrufen müssten, aber wir sehen uns vergeblich nach einer Antwort auf die Frage um, wozu die Natur mit einer solchen Kraftverschwendung arbeiten sollte. Dass ein derartiges mechanisches Verhältniss überhaupt unmöglich ist, lässt sich ferner leicht herleiten. Meves bildet Initialstadien der heterotypischen Mitose vom Salamander ab, welche in der allgemeinen Anordnung der Theile unserer Figur 9 entsprechen. Das Mikrocentrum theilt sich und die Tochtercentren entfernen sich in einer Richtung paratangential zur Kernoberfläche; zwischen ihnen erscheint die junge Centralspindel als heller Fleck. Wirkt nun von Anfang an eine Propulsivkraft der Radien zu gleicher Zeit mit einer Stemmkraft der Spindel, so wäre die nothwendige Folge, dass gleich nach der Theilung des Muttermikrocentrums die Verbindungslinie der Tochtercentren oder Spindelanlage um den Radius vector als Achse so lange gedreht wird, bis die Stemmkraft der Spindel und die Propulsionskraft der Radien hinsichtlich ihres an den Centren ausgeübten Bewegungseffektes übereinstimmen, d. h. die junge Spindel müsste bei ihrer Entstehung um 180° rotirt werden. Bei einem weiteren Wachsthum der Spindelfigur müsste es dann zu einer totalen Durchkreuzung der Tochterradiärsysteme kommen.

Meves giebt dann ferner für den Beginn der Mitose eine Serie

von Abbildungen, welche sich so ausnehmen, als ob das Volumen der Zelle zu dieser Zeit wächst; in Folge dessen scheinen sich die zwischen den Centren und der Zellwand ausgespannten Radien zu verlängern, und der Autor glaubt, dass dies wohl „mit der Vorstellung einer von ihnen ausgeübten Propulsion, nicht aber mit derjenigen einer permanenten Spannung vereinigen" zu können (S. 46). Ich kann danach MEVES nur den Rath geben einen Kautschukfaden zu nehmen und ihn recht stark in die Länge zu ziehen, dann wird er wohl bemerken, dass die Verlängerung eines elastischen Strahls sogar mit einem Wachsthum der Spannung verbunden sein kann. Wenn ich die citirte Bemerkung von MEVES übrigens recht beurtheile, so zeigt sie, dass der Autor in einer unrichtigen Auffassung des Spannungsgesetzes befangen ist. Was schliesslich das Thatsächliche anlangt, so findet eine Vergrösserung des Zellvolumens zu Anfang der Mitose wahrscheinlich überhaupt nicht statt; die von MEVES zu einer fortlaufenden Reihe zusammengestellten Individuen werden schon im Ruhezustande verschieden gross gewesen sein. Misst man die hier beigegebenen sehr genauen Nachzeichnungen rother Blutkörperchen mit dem Millimetermaassstab aus, so erhält man für die kugelige Mutterzelle einen durchschnittlichen Durchmesser von fast genau 20 mm, ebenso für die kugelige Tochterzelle einen solchen von 15 mm; das theoretisch berechnete Verhältniss beträgt aber unter der Voraussetzung, dass keine Volumensänderung statt hat, mit sehr grosser Annäherung 20 : 16. Obwohl das eingeschlagene Verfahren ungenau ist, so dächte ich, müsste man doch irgend welche gröbere Differenzen erhalten, wenn grössere Volumensschwankungen von typischer Art während der Mitose vorkämen. Nach dem Obigen würde man de facto noch eher eine Abnahme des Volumens zu verzeichnen haben diese wäre theoretisch durch eine Zunahme der Spannung der Oberflächenschicht zu rechtfertigen, da hierdurch ein Abfiltern der Zellflüssigkeit nach aussen begünstigt wird.

In Folgendem will ich nun die Mechanik der Mitose nur soweit verfolgen, als sie mit dem Spannungsgesetz in Zusammenhang gebracht werden kann. Hierbei vermeide ich breite Wiederholungen des Inhalts meiner früheren Schriften und verweise bezüglich vieler Details auf diese zurück. Speciell kommt es mir darauf an, meinen Auseinandersetzungen eine derartige Richtung zu geben, dass späterhin jener Versuch an meinem neuen Apparat, welcher die Durchschnürung des Zellleibes betrifft, nach seiner mechanischen Seite hin klar gestellt wird.

Die in der ruhenden Zelle ursprünglich vorhandene Gleichgewichtslage erleidet dadurch eine Störung, dass die Centralspindel zur Entwicklung kommt (Fig. 16). Mithin treten an Stelle des bisher vorhandenen einfachen Mikrocentrums zwei Tochtermikrocentren und diese zeigen sofort das Bestreben einer neuen Gleichgewichtslage sich zu nähern. Hieraus leiten sich die typischen Bewegungen der Zellsubstanz in den mitotischen Prophasen ab, wobei, wie selbstverständlich, die hierzu benöthigte kinetische Energie aus den Tochterradiärsystemen stammt, in denen unter Abnahme der Gesammtspannung eine neue Bilanz der Kräfte gezogen wird.



Figur 16.

Es lässt sich nun vor der Hand nicht einsehen, warum der Regel nach das Muttermikrocentrum einer Zweitheilung unterliegt, während doch in anderen Fällen eine Mehrfachtheilung mit nachfolgender pluripolarer Mitose zu Stande kommt (vgl. Nr. 11, S. 257ff). Nimmt man aber die Zweitheilung, welche der Norm entspricht, als gegeben an, so lässt sich zeigen, dass diese mit Bezug auf die Theilungsrichtung genau dem Spannungsgesetz entspricht. Diese fundamentale Thatsache habe ich in mathematischer Form abgeleitet (Nr. 7, S. 535ff.). Berechnet man nämlich die relativen Kräftewirkungen aller am Muttermikrocentrum inserirenden Radien und legt diese zu zwei einander genau entgegengesetzten Resultantenpaaren zusammen, so werden natürlich um das Mikrocentrum herum unendlich viele derartige Resultantenpaare möglich sein, da das Centrum Anfangs in stabilem Gleichgewicht befindlich ist. Diese Resultantenpaare sind jedoch von verschiedener Grösse und es zeigt sich, dass das grösstmögliche **senkrecht** über dem Radius vector steht; in eben dieser Richtung theilt sich aber das Muttermikrocentrum in der Regel der Fälle. Also ist erwiesen, dass dasselbe in seiner Theilungsrichtung direkt abhängig ist von dem Spannungsgesetz. Die Art der Vertheilung der Radiärfäden auf die beiden Tochtercentren ist aber ferner auf der einen Seite bedingt durch die Theilungsrichtung des Mikrocentrums, auf der anderen Seite bestimmt sie die Orientirung der wachsenden Spindelfigur und ihre definitive Einstellung. Es ergiebt sich also der grundlegende Satz:

„Die grösstmögliche Resultante der am Muttermikrocentrum ausgeübten Zugwirkungen steht senkrecht auf der Zellenachse und die Theilungsrichtung des Mikro-

centrums sowie die definitive Einstellung der Spindelfigur muss demgemäss ebenfalls senkrecht zur Zellenachse orientirt sein" (Nr. 7, S. 541).

Diese Deduktion stimmt mit den Thatsachen überein. Wir haben eine ursächliche Erklärung dafür, dass die Centralspindel im Allgemeinen senkrecht über dem Radius vector stehend getroffen wird und dass die Centren in einer Richtung paratangential zur Kernoberfläche auseinanderweichen. Entsprechend den Verhältnissen der ruhenden Zelle liegen gewöhnlich die Mitte der Kernmasse, die Mitte des ganzen Zellkörpers und die Mitte der Spindelfigur auf einer geraden Linie (vergl. das Schema Fig. 16).

In den einfachsten Fällen, welche durch Nebenwirkungen nicht komplicirt sind, entweichen somit die Tochtercentren genau entsprechend dem Spannungsgesetz symmetrisch nach divergirenden Richtungen. Achtet man auf die blosse Form der Bewegung, so kann das Gesetz derselben folgende ganz allgemein gültige Fassung erhalten:[1])

„Die Centren bewegen sich um den Kern in ebenen Kurven, so dass ihre Verbindungslinien mit dem Centrum des Kerns, die Radii vectores, in gleichen Zeiten gleiche Flächenräume beschreiben" (vergl. Nr. 10, S. 214).

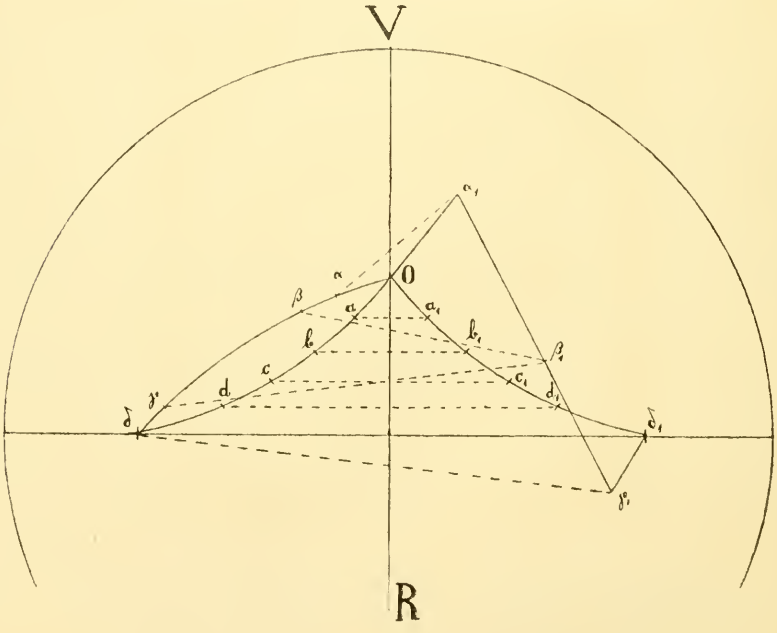
Die Verbindungslinie der Tochtercentren oder die Achse der Spindelfigur muss ferner nothwendig (in unkomplicirten Fällen!) in der Art verschoben werden, dass sie stets mit sich selbst parallel bleibt und dabei jederzeit auf einer Führungslinie, welche der Lage nach dem ursprünglichen Radius vector entspricht, senkrecht zu stehen kommt. Es ist mir auf diese Behauptung hin, welche ich schon früher vertreten habe, von H. E. Ziegler der Einwurf gemacht worden, dass die Spindelfigur, bis sie sich definitiv einstellt, eine Reihe von Oscillationen durchmacht. Dies kommt nun gewiss häufig vor und man trifft daher auch im fixirten Präparat die Spindel häufig schief über der ursprünglichen Hauptachse stehend. Allein dies sind dann eben in mechanischem Sinne nicht mehr einfache, sondern durch Hinzutreten unbestimmbarer Nebenursachen komplicirte Fälle, deren Beurtheilung im Einzelnen sich uns vorläufig entzieht. Wir haben aber die Verpflichtung, von den denkbar einfachsten Fällen auszugehen, wenn wir die Grundlage der cellularen Dynamik feststellen wollen. Diese Aufstellungen werden durch die folgenden Erläuterungen an der Hand der Figur 17 zur vollständigen Klarheit kommen.

Wir gehen von einer indirekten Theilung aus, bei der zwei voll-

---

[1]) Hierbei sind einfache Bewegungen des Kerns, wie sie sehr wahrscheinlich hier und dort beim rothen Blutkörperchen vorkommen, mit einbegriffen; solche Bewegungen würden in dem Einrücken des Kerns von der Peripherie nach der Zellenmitte bestehen.

kommen gleiche Tochterzellen erzeugt werden (aequivalente oder äquipotente Theilung); der Fall der inäqualen Theilung wäre demgegenüber gewiss der komplicirtere und deswegen müssen wir diesen vorläufig bei Seite lassen. Es werden nun bei der äquipotenten Theilung in den beiden sich von einander scheidenden Zellhälften, so lange sie noch ein lebendes Kontinuum bilden, auf die beiden Tochtercentren in den gleichen Zeiten die gleichen Kräfte einwirken. Die Centren würden mithin vollkommen gleichsinnig und mit der gleichen Geschwindigkeit verschoben werden und daher müssten die Wege der Tochtercentren zwei spiegelbildliche Kurven darstellen. Nehmen wir an, es sei bei O in Figur 17 das Muttermikrocentrum gelegen und es würde das eine Tochtercentrum von hier aus einen Weg über a, b, c und d hinweg nach δ beschreiben, so müsste der Weg des anderen Centrums durch eine genau symmetrische Kurve dargestellt werden, welche von O aus über a_1, b_1, c_1 und d_1 hinweg nach δ_1 sich erstreckt. Wirken in den gleichen Zeitmomenten die gleichen Kräfte auf die beiden Centren, so müssen sie jeweils in dem

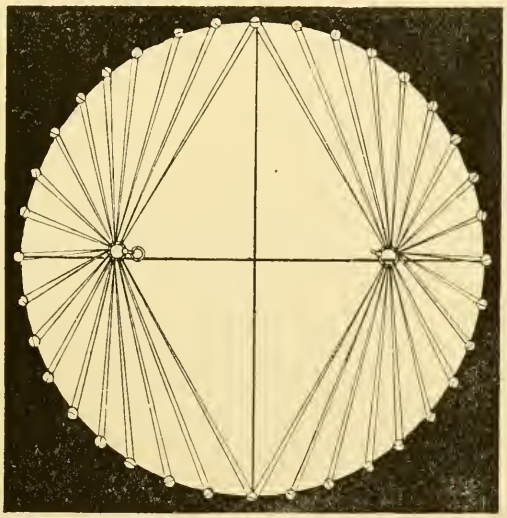


Figur 17.

nämlichen Augenblick auf diesen beiden Kurven die genau entsprechenden Stellungen einnehmen. Also würden sie in vier verschiedenen aufeinander folgenden Zeitmomenten z. B. an den Orten a und a_1, b und b_1, c und c_1, d und d_1, zu finden sein. Daher muss die Verbin-

dungslinie der Centren oder die Spindelachse während dieser Verschiebung immerfort mit sich selbst parallel bleiben und auf der ursprünglichen Hauptachse (RV) senkrecht stehen.

Haben wir aber den komplicirten Fall, dass auf die beiden Centren in gleichen Zeiten ungleiche Kräfte einwirken, oder dass ihrer Wanderung sich ungleiche Widerstände entgegensetzen, dann werden die von ihnen beschriebenen Kurven verschieden geartet sein. Dann werden auch die Centren in den gleichen Zeitmomenten vielfach gar nicht die einander entsprechenden, sondern ganz verschiedenartige Stellungen einnehmen. Es könnte die Spindel z. B. in vier verschiedenen Phasen die Lage $\alpha—\alpha_1$, $\beta—\beta_1$, $\gamma—\beta_1$, $\delta—\gamma_1$ haben, bevor die auch im ersten Falle erreichte Schlussstellung $\delta—\delta_1$ zu Stande gebracht wird. Derartige „Oscillationen" der Spindelfigur, wie sie H. E. Ziegler beschrieben hat, haben vorläufig gar kein besonderes mechanisches Interesse (Nr. 7, S. 555 f., Nr. 10, S. 215). Es ist übrigens leicht einzusehen, dass die atypischen Exkursionen der Spindelpole (die „Oscillationen" der Spindelfigur) im Beginn der Mitose einen grösseren Umfang werden haben können als späterhin.

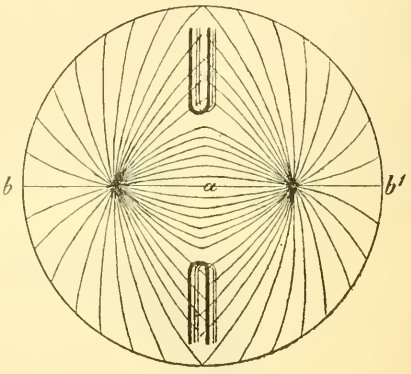


Figur 18.

Die Art und Weise, wie auf Grund des Spannungsgesetzes die Tochtercentren von den Tochterradiärsystemen bewegt werden, konnte ich schon an meinem älteren Modell den Grundzügen nach zur Anschauung bringen. Wir gehen von der in Figur 5 sichtbaren Anordnung aus; der „Kern" ist für unsere Demonstration überflüssig und seine Beibehaltung würde störend wirken. Wenn wir nun die kreisrunde Schachtel, die ihn

darstellt, entfernen, so tritt das Centrum sofort in die Mitte des Modells ein. Löst man jetzt die beiden Ringe von einander, so gehen die beiden kontraktilen Halbsysteme sofort in die ihnen zukommende neue Gleichgewichtslage über und wir erhalten unmittelbar darauf das Bild der Figur 18, welches dem Schema einer Mitose auf dem Stadium der Monasterfigur vollständig entspricht (siehe Fig. 19).

Bei den von mir angestellten Versuchen zeigte sich, dass die Centren etwas über 60 % des Weges von der Mitte des Modells nach der Peripherie hin zurücklegen (vergl. Fig. 8). Natürlich: Wäre die Spannung der Radiärfäden im Anfang gleich Null, so würde überhaupt keine Bewegung erfolgen; wäre sie sehr gering, so würden die Centren auch nur eine geringe Exkursion zeigen. Aber der Versuch beweist, dass das Spannungsgesetz die Ursache der Bewegung der Tochtermikrocentren sein kann, und da meiner Meinung nach die Spindel in den ersten Phasen ihrer Entwicklung nur eine geringe Resistenzfähigkeit besitzt, so glaube ich für meinen Theil, dass die Triebkraft, welche die Centren bewegt, bis gegen das Stadium der Monasterfigur hin ausschliesslich oder fast ausschliesslich von den Radien geliefert wird. Jedenfalls aber wird die specifische Richtung, welche die Centren bei ihrer Wanderung innehalten, durch die Kontraktilität der Radien und das sie beherrschende Spannungsgesetz bestimmt. Im besonderen Maasse beweisend für diese Auffassung sind unter anderem die Fälle, in denen die Centren von ihrer Anfangsstellung aus am Kern um 90 ° um diesen paratangential herumrutschen, in ähnlicher Weise also, wie dies beim rothen Blutkörperchen des Vogelembryos offenbar sich abspielt, und wie dies Brauer bei den Samenzellen von Ascaris fand. Denn eine „Stemmkraft" der Spindel ist unter diesen Bedingungen ausgeschlossen und unter der Annahme einer „Propulsionskraft" der Radien käme man zu den abenteuerlichsten Annahmen.



Figur 19.

Die bei dem hier vorgeführten Objekt in den Knäuelstadien oft ganz deutlich sich markirende Pressung auf den Kern (Fig. 14d), durch welche dieser in einer Richtung senkrecht zur Verbindungslinie der Centren verlängert wird, erklärt sich sehr leicht im Sinne des Spannungsgesetzes. Man muss nur in Rechnung ziehen, dass diese Erscheinung offenbar einen von bestimmten Bedingungen abhängigen Specialfall vorstellt, der so selten ist, dass er hier zum ersten Male

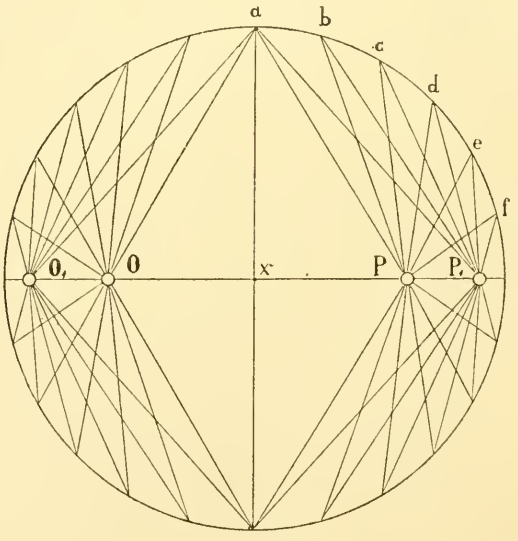
Erwähnung fand. Legt man sich aber die Frage vor, welche inneren Bedingungen dem rothen Blutkörperchen im Besonderen eigenthümlich sind, so muss als das Auffallendste in Betracht gezogen werden, dass das Volumen des Kerns im Verhältniss zum Zellvolumen sehr gross ist. Beurtheilt man die wahre Struktur der in Fig. 14d abgebildeten Zelle nach Analogie der Fig. 18, so ist klar, dass ein als kuglig angenommener Kern, dessen Durchmesser grösser ist wie der Abstand beider Centren, diese letzteren auseinandersperren würde, bezw. dass er durch den von beiden Tochterradiärsystemen her auf seine Oberfläche ausgeübten Druck deformirt werden müsste. Berechnet man die nach dem Spannungsgesetz zu erwartende Druckwirkung, so stellt sich heraus, dass ihr die in Fig. 14d sichtbare Abplattung des Kerns in sehr vollkommener Weise entspricht.

Es sei noch erwähnt, dass nach der Behauptung Boveri's eine Anordnung der Tochterradiärsysteme, welche der Fig. 18 entspricht, thatsächlich nicht vorkommen soll. Die Abbildung zeigt nämlich einen „radienfreien Doppelkegel mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer im zugehörigen Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis". „Nirgends aber," erklärt mein Gegner, „finde ich etwas dem Entsprechendes." Wenn Boveri sich die Sache genauer überlegt hätte, so würde er gefunden haben, dass dieser Doppelkegel durch die Centralspindel, durch die Chromosomen nebst Mantelfasern und — in vielen, aber nicht in allen Fällen — durch während der Mitose neugebildete Radien ausgefüllt wird. Diese Radien scheinen dort hauptsächlich vorzukommen, wo die Durchtheilung des Plasmaleibes unter Mitwirkung einer „Zellplatte" stattfindet. Dies wäre kein einfacher, sondern ein komplicirter Fall; daher habe ich in meinem Schema den einfacheren Hergang angenommen, wo derartige neugebildete Radien nicht vorhanden sind, bezw. ich habe diesen Eventualfall vernachlässigt, da die Bildung neuer Radien an sich mechanisch unverständlich ist und wir in allen den Fällen, wo es sich in der Zelle um wahre formationes de novo handelt, vor den denkbar grössten Räthseln stehen. Mein Schema behandelt nur den einen einfachen Fall, wo eine äquatoriale Differenzirung in Form einer „Zellplatte" nicht vorkommt und eine wirkliche Durchschnürung statt hat, wie dies beim Leukocyten und rothen Blutkörperchen der thatsächliche Vorgang ist.[1]) Boveri hätte vielleicht wissen können, dass der „radienfreie Doppelkegel" in einer bekannten Abhandlung Henneguy's, welche sich auf das Forellenei bezieht, in

[1]) Was man bei diesen Zellen mit Flemming als „Rudiment" einer Zellplatte deutet, hat mit der Physiologie der Theilung des Zellleibes wenig zu thun. Unter der „Zellplatte" oben sind äquatoriale Differenzirungen ausserhalb der Centralspindel gemeint, die an der Bildung der äusseren Grenzschicht der Tochterzellen theilnehmen.

wunderschöner Weise abgebildet worden ist (Fig. 2); dies ist nun ein Objekt, wo wirklich an der in Frage stehenden Stelle die Bildung neuer Strahlen in reichlicher Weise eintritt, in der citirten Figur sind aber vorerst nur diejenigen Strahlen sichtbar, welche schon vorhanden waren, während die in Bildung begriffenen Radien noch nicht hervortreten. Von besonderem Interesse ist demgegenüber bei demselben Autor neben der ersten eine zweite Figur (Fig. 3), welche den vorher radienfreien Doppelkegel nunmehr von neuen Strahlen ausgefüllt zeigt.

Wir wollen nun die Frage erörtern, welche Einwirkung die Strahlen auf dem Stadium der Monasterfigur an der Zellenperipherie haben werden. Wir benutzen hierzu das Schema der Fig. 20. Man sieht, dass bei einer Stellung der Centren (O, P), welche der auf einem mittleren Stadium der Mitose gewöhnlich zu treffenden Anordnung entspricht, die Strahlen sehr ungleich lang und demgemäss sehr ungleich stark gespannt sind. Die Spannkraft ist



Figur 20.

am bedeutendsten bei den im Aequator der Zelle endigenden Radien, also bei dem Strahl Pa der angezogenen Figur und bei den analog gelegenen. Schreiten wir von hier aus gegen die Pole der Zelle zu, so werden die Radien fortdauernd kürzer und ihre Spannkraft muss demgemäss abnehmen.

Es treten nun sämmtliche Radien schief gegen die Oberfläche heran und es zerlegt sich demgemäss die an der Peripherie ausgeübte Kraftwirkung in zwei Komponenten, deren eine tangential liegt und gegen den Pol der Zelle hin gerichtet ist, während die andere als Radialkraft erscheint. Vernachlässigen wir nun zunächst die Tangentialkraft und betrachten nur, welche Folgen für die Zellgestalt eventuell die ungleiche Vertheilung der Radialkräfte haben kann. Diese werden entsprechend der Spannung der Strahlen am grössten im Aequator sein und sie nehmen von dorther allmählich gegen die Pole der Figur hin ab. So lange nun die Oberfläche der Zelle nicht wächst, kann auch eine Gestaltsveränderung an derselben nicht eintreten. Nehmen wir nun ein entsprechendes Wachsthum des Zellumfanges als gegeben an, so muss die Zelle sich im Sinne der Spindelachse in die Länge strecken, da sie einer Pressung unterliegt, welche lothrecht zur Spindelachse wirksam wird. Da ferner im Aequator der Zelle die radiale Komponente der Zelle nicht nur am grössten ist, sondern da sie an dieser Stelle auch genau in der Aequatorialebene mit voller Kraft wirksam wird, so haben wir in dieser nach dem Spannungsgesetz die Ebene der stärksten Pressung. Ist aber hier die Pressung stärker als anderen Orts, so muss sich daraus eine Einschnürung des Zellleibes ergeben.

Meves wollte noch letzthin die Streckung des Zellkörpers aus dem Wachsthum der Spindelfigur herleiten (S. 21). Hieraus ergiebt sich, dass er das Wesen dieses Processes missverstanden hat. Denn die Längsstreckung der Zelle im Sinne der Spindel ist keine besondere Erscheinung, welche für sich besonders erklärt werden muss, sondern sie ist nur der erste Beginn derjenigen Materialumlagerung im Raume, welche mit der Abschnürung der Tochterzellen endet. Die „Längsstreckung" des Zellkörpers stellt sich, von einer anderen Seite her betrachtet, gerade so wie die Einschnürung selbst, als eine Depression der dem Aequator benachbarten Gebiete des Zellumfanges vor. Diese Depression entwickelt sich fortlaufend und sie ist nicht nur im Anfang mit einer Streckung der ganzen Masse im Sinne der Spindelachse verbunden, sondern auch späterhin, so dass während der Ein- und Durchschnürung die Entfernung der einander entgegengesetzten Zellpole noch fortdauernd wächst. Wenn wir hier in Fig. 14 die entsprechenden Theilungsstadien des rothen Blutkörperchens, im Ganzen 6 an der Zahl, von der Diasterfigur beginnend bis zur vollendeten Durchschnürung (Fig. 14, i—k—l—m—n—o)[1]) der Richtung der Spindelachse folgend mit dem

[1]) Die betreffenden Zellenindividuen sind nicht willkürlich zusammengestellt; diese Reihe ist eine ganz zufällige.

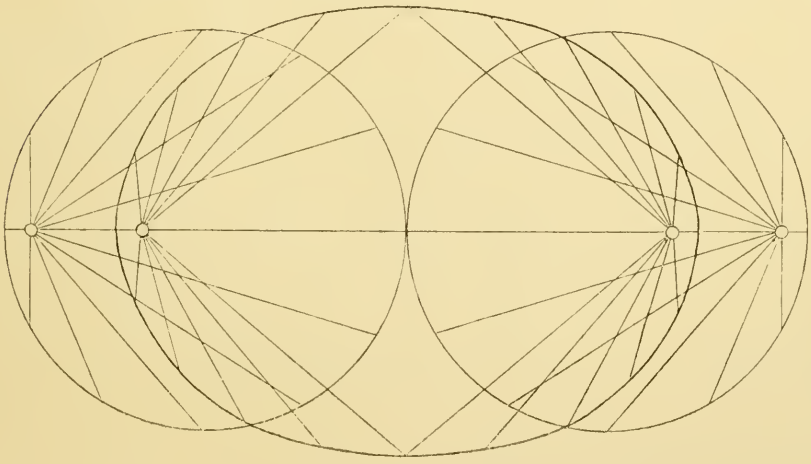
Millimetermaassstab ausmessen, so erhalten wir die Werthe 20,5; 21,5; 23; 24; 28; 31,5. Die anfängliche Längsstreckung und die Durchschnürung sind mithin nur zwei etwas verschiedene Erscheinungsweisen desselben Processes und beide Phänomene haben nur eine gemeinsame Ursache, aus der sie herfliessen. Daraus geht hervor, dass das Wachsthum der Spindel, welches Meves hier hereinziehen will, mit dieser Sache direkt nicht das Geringste zu thun hat. Ausserdem hat Meves übersehen, dass zwar das eine Mal die Zelle sich im Sinne der Spindel streckt, dass aber in anderen Fällen, wenn der Zellumfang fest gegeben ist, sich die Spindel in den grössten Durchmesser einstellt. Diese letztere Regel ist zwar nicht durchgreifend, trifft aber doch so häufig zu, dass O. Hertwig darin ein allgemeines Gesetz gefunden zu haben glaubte. Beide Thatsachen, die Streckung der Zelle im Sinne der Spindel oder ihre Einstellung in den schon vorher gegebenen grössten Durchmesser, sind von mir mit vollem Recht als zwei etwas verschiedene Wirkungen ein und desselben Grundgesetzes (nämlich des Spannungsgesetzes) angesprochen worden (No. 7, S. 553 f.). In beiden Fällen ist der Endeffekt mit Bezug auf die Durchtheilung der Zelle in so fern der nämliche, als der Zellkörper hier wie dort in der Richtung einer kleinsten Durchschnittsfläche halbirt wird (sog. „Princip der kleinsten Flächen").

Wir haben schon weiter oben gelegentlich einiger Versuche mit dem neuen Modell gesehen, dass, wenn das Centrum durch zwei mit einander verbundene Ringe dargestellt wird, der ganze Apparat im Sinne der Verbindungslinie beider Halbcentren sich um etwas streckt. Theilt sich nun das Mikrocentrum im Beginn der Mitose, so sind die inneren Bedingungen für einen entsprechenden äusseren Formwechsel sogleich gegeben; wächst ferner der Abstand beider Tochtercentren, so werden die im Bereiche der äquatorialen Region entwickelten Radialkräfte gleichfalls immer mehr zunehmen. Man begreift mithin, dass wenn die Spindel, wie auf dem Monasterstadium, eine beträchtliche Grösse bereits erreicht hat, die immanente Tendenz der Zelle ihre Form zu ändern, inzwischen beträchtlich zugenommen haben muss. Nur der Umstand, dass ein Oberflächenwachsthum der Zelle bis dahin ausbleibt, sichert ihr die ursprüngliche Form und beschränkt die auf Grund des Spannungsgesetzes erfolgenden Bewegungen zunächst auf den Zellinhalt, während die Bewegung des Zellumfanges vor der Hand ausbleibt. Es ist aber klar, dass das allmälig immer mehr zunehmende Wachsthum derjenigen Kräfte, die im Sinne der äquatorialen Kompression wirken, mittelbar auch einen Einfluss auf den schliesslichen Eintritt der Oberflächenvergrösserung haben wird. Im Falle des rothen Blutkörperchens beginnt diese und mit ihr die Längsstreckung der Zelle in einzelnen Fällen schon im Monasterstadium, so dass die in der Anaphase befindlichen Zellen (Fig. 14 h_1) bereits

gestreckt sein können. In der Regel aber setzen diese Processe erst dann ein, wenn die anaphatische Bewegung der Chromosomen und der Centren bereits zu Ende gekommen ist.

Es würde sich nun speciell um die Frage handeln, ob die anaphatische Verlagerung der Centren an die Peripherie des Zellumfanges einen günstigen Einfluss auf die Gestaltsveränderung des Zellkörpers hat. Ziehen wir hier wiederum die Fig. 20 zu Rathe, so ergiebt sich, dass bei einer stark peripheren Stellung der Pole (P_1 und O_1) gerade diejenigen Radien, welche für die Bewegung der Punkte an der Zellperipherie am meisten in Betracht kommen, noch stärker gespannt werden wie zuvor. Ich glaube mithin als sicher behaupten zu dürfen, dass die anaphatische Bewegung der Pole und ihre Feststellung an der Zellperipherie mit der Längsstreckung und Durchschnürung des Zellkörpers in einen nahen Zusammenhang zu bringen ist.

In der Fig. 21 habe ich nun, von der vorherigen Figur ausgehend, zunächst die Streckung der Zelle und die hierbei erfolgende Verlagerung der beiden Tochterradiärsysteme schematisch konstruirt.



Figur 21.

Es fällt auf, dass der freie Raum zwischen den beiden Strahlensystemen enorm gross ist; indessen ist auch die Spindel auf diesem Stadium sehr gross und bauchig, und ich glaube, dass die Form der Tochterradiärsysteme gewiss annähernd richtig getroffen ist. Dann habe ich ferner die Durchschnitte der beiden kugeligen Tochterzellen auf dem Umriss der Mutterzelle in der ihnen zukommenden Lagerung eingezeichnet (wobei der Kern nicht berücksichtigt wurde). Die Durchschnitte der Tochterzellen sind so gross gewählt, dass ihr Volumen

zusammengenommen genau dem Volumen der Mutterzelle, deren kugliger Durchschnitt in Fig. 20 gedacht ist, gleich sein würde. Man erkennt aus dieser Zusammenstellung ohne weiteres, dass noch mit der Einschnürung des Zellleibes sich die ganze Zellfigur immer weiter im Sinne der Spindelachse strecken muss.

Die Ursache der divergirenden Bewegung der Pole während der Anaphase glaubte ich früher mit Boveri darin zu finden, dass sich die den cônes antipodes van Beneden's entsprechenden Strahlen auf Grund einer specifischen physiologischen Erregung kontrahiren. Eine solche anzunehmen war ich um so weniger bedenklich, als nach dem Spannungsgesetz die Stellung der Pole auf dem Monasterstadium eine Gleichgewichtslage ist. Ich stellte mir also vor, dass durch eine derartige specifische Kontraktion der Polkegel die vorhandene Gleichgewichtslage einer neuen Störung ausgesetzt sei und so konnte ich die mitotischen Schlussbewegungen als Vorgänge auffassen, welche wiederum zu einer stabilen Gleichgewichtslage zurückführen. Was die mechanische Seite dieser Betrachtungsweise anbelangt, so kann ich sie auch fernerhin unverändert beibehalten. Seit jener Zeit aber, seit der wir die Drüner'sche Schrift besitzen, in welcher die mechanische Bedeutung der Centralspindel zum ersten Male gewürdigt wurde, glaube ich mich allmälig überzeugt zu haben, dass wir von einer specifischen Kontraktion einer bestimmten Polfädengruppe behufs Erklärung des anaphatischen Bewegungsphänomens der Centren recht wohl absehen können und die erforderliche Triebkraft besser aus der Wachsthumsenergie der Centralspindel herleiten. Ich möchte aber ausdrücklich betonen, dass ich nur für die späteren Stadien der Mitose in dem Wachsthum der Spindel ein mechanisch wirksames Moment finden kann, für eine Zeit also, wo sie sich bereits in ein derbfaseriges solides Gebilde umgewandelt hat. Ich glaube, dass es nur der Natur der Sache entspricht, wenn ich der Spindelfigur auf den ersten Stadien ihrer Entwicklung, wo sie ja so enorm zart ist, ein besonderes mechanisches Vermögen nicht zuerkenne. Erst späterhin, wenn in der Spindel allmälig zahlreiche, derbe Fibrillen sich zu differenziren beginnen, kann aus ihrer Vergrösserung eine ebenso allmälig einsetzende und erst mit der Zeit für die Zelle bedeutsamer werdende Triebkraft hergeleitet werden. Diese mag mitunter schon in den Prophasen zu sichtbarer Wirksamkeit gelangen, denn ich fand bei Epithelzellen bisweilen schon während der Umordnungsstadien die Centren in unmittelbarer Nachbarschaft der Zellperipherie. Im Allgemeinen wird aber begreiflicher Weise erst nach der Sammlung der Kräfte während der Ruhepause des Monasterstadiums die von der Spindel producirte Energie für die Mechanik der Zelle verwendbar werden.

Es sind mehrere Gründe, die mich bestimmen, entgegen meiner

früheren Anschauung die Annahme einer specifischen Kontraktion der Polfäden fallen zu lassen. Schon früher hatte ich mich nämlich vergeblich gefragt, wie im Sinne Boveri's bei den gewöhnlichen mitotischen Figuren jene Gruppe polarer Strahlen, die dem betreffenden Kontraktionsvorgang zu Grunde gelegt werden müssten, genauer abzugrenzen sei. Ferner findet man die Centren am Ende der Anaphase, wie dies auch beim rothen Blutkörperchen häufig zu sehen ist, gelegentlich direkt an die Zellwand angelehnt. Sollte man also eine so enorme Kontraktionsfähigkeit der Polfäden annehmen können? Es ist zwar bekannt, dass der Muskel sich bis um 80 % verkürzen kann, und vielleicht ist die Kontraktionsfähigkeit der Zellenfibrillen eine noch grössere, da hier derartige Widerstände, wie sie beim Muskel von dem Zwischengewebe (Nerven, Gefässe, Perimysium etc.) ausgehen, in Fortfall kommen, aber es wäre zu bedenken, dass der intendirten Bewegung im Zellenleibe eine grössere Summe von Antagonisten entgegen wirken würden. Ausschlaggebend für meine neuere Auffassung ist mir der Umstand, dass durch die Annahme einer specifischen Kontraktion der Polfäden die einheitliche Auffassung der mitotischen Bewegungsvorgänge leidet. Dies ist schon von Drüner erkannt worden. Leitet man aber die zunehmende Entfernung der Theilungspole während der Anaphase aus dem Wachsthum der Spindel ab, so wird zwar die treibende Kraft in diese verlegt, aber die Richtung der Bewegung würde nach wie vor allein durch das Spannungsgesetz bestimmt werden. Denn die Radiärstrahlen müssten zwar bei der gedachten Bewegung verlagert und anders gespannt werden, aber zu den Seiten jeder Ebene, welche durch die Spindelachse gelegt wird, würde die Spannungsänderung die nämliche sein, und so würde durch das Spannungsgesetz die symmetrische, gradlinige Wanderung der Pole bedingt sein. Schliesslich kann auf Grund der eben vorgetragenen Anschauungsweise die Thatsache, dass während und nach der Durchschnürung die periphere Lage der Centren gewöhnlich (!) nicht sofort aufgegeben wird, mit der Resistenz der Spindel in Zusammenhang gebracht werden; zum wenigsten wird diese mit dazu beitragen, dass das Zurückweichen des Centrums nach der Zellenmitte anfänglich erschwert ist.

Scheidet man die denkmöglichen Formen der Spannungsänderung der Strahlen in solche, welche im Sinne des Spannungsgesetzes homöotypische genannt werden könnten, und in andere, welche, da sie auf Grund specifischer Erregungen erfolgen, im Gegensatz hierzu als heterotypische bezeichnet werden müssten, so haben wir nunmehr, nach meiner jetzigen Darstellung, während der ganzen (!) Mitose nur noch homöotypische Zustandsänderungen der Radien, während bei meiner früheren Annahme die Kontraktion der Polkegel heterotypischer Natur war.

Bis hierher habe ich nur von der Wirkung der Radialkraft gesprochen unter der Voraussetzung, dass ein wahres Wachsthum der Oberfläche vorhanden ist. Es könnte aber auch der Fall sein, dass die Grenzschicht der Zelle elastisch dehnbar ist und somit für die Wirkung der Tangentialkräfte ein genügender Spielraum übrig bleibt. In diesem Falle würden sie, soweit ich die Sache zu übersehen vermag, gerade wie bei der ruhenden Zelle auf die Streckung des Zellkörpers einen begünstigenden Einfluss ausüben. Wir müssen aber in Rechnung ziehen, dass ein sehr grosser Theil der Zellen sich im Beginne der Mitose abrundet, was auf eine Erhöhung des Turgors der Zelle hindeutet; somit glaube ich, dass die anfängliche Spannung der Wand bereits eine relativ hohe sein wird, und dann wäre nur eine geringe Bethätigung der Tangentialkräfte möglich.

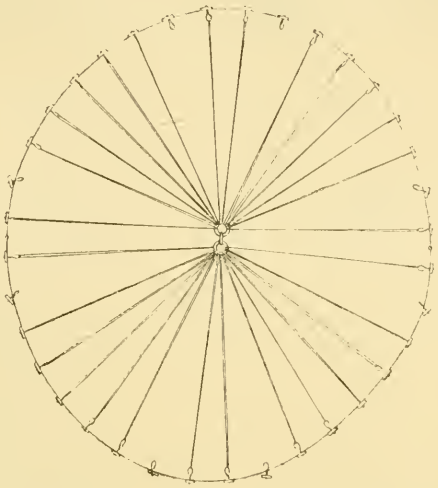
Ich möchte dann ferner noch auf einen Nebenumstand aufmerksam machen, der bei der Beurtheilung der Anordnung der Radiensysteme in Betracht kommt. Wenn wir uns in Fig. 20 die beiden Centren O und P in der Mitte des Durchschnittes (in x) vereinigt denken, so würden die Radien entsprechend der Konstruktion der Figur um 15° von einander abstehen. Nähern wir nun die beiden Theilcentren allmälig der Peripherie, so werden die nach den Polen gewandten Radien allmälig auseinandergespreizt; ihre Winkelabstände werden grösser, sie liegen somit lockerer. Dies Verhältniss war mir darum interessant, weil ich schon 1891 eine Art Auflockerung der Zellsubstanz auf dem Gebiete der engeren Polfädengruppe während der Anaphase vorfand.

Ich schildere nun zunächst den **Durchschnürungsversuch** den mein neues Modell ermöglicht.

Dieser Versuch ist darum wichtig, weil er beweist, dass ein Radiärsystem, welches dem Spannungsgesetz unterliegt, durch blosse Theilung des Centrums in zwei Tochterradiärsysteme sich zerlegen kann. Die Bewegung der Centren fällt freilich im Einzelnen anders aus als in der Natur, da die Triebkraft der Spindel, bezw. der von ihr ausgeübte Gegendruck im Modell wegfällt. Der nachfolgenden Darstellung lege ich nun gerade denjenigen Versuch zu Grunde, dessen einzelne Phasen eben zu dem Zwecke photographirt wurden, damit die hier beistehenden Abbildungen angefertigt werden konnten.

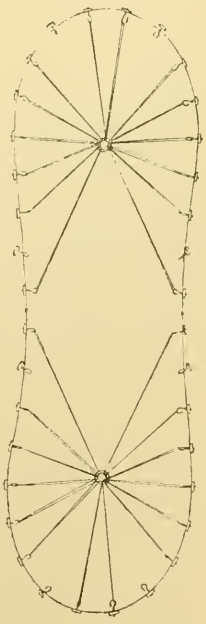
Das Modell wurde in der schon auf S. 305 beschriebenen Weise montirt (Fig. 22). Die Verbindungslinie der beiden centralen Ringe muss dabei von vornherein senkrecht auf jenem Durchmesser stehen, in welchem die Charniere liegen. Werden nun die beiden Ringe auseinandergehakt, so schnellt das Modell mit Gewalt in die Form der Fig. 23 über; man erhält mithin eine kolossale Streckung in

der Richtung der Verbindungslinie der Tochtercentren. Ausserdem deutet sich die äquatoriale Einschnürung bereits dadurch



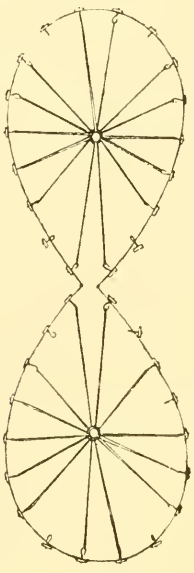
Figur 22.

an, dass der ganze Apparat Bisquit-Gestalt annimmt, wobei die Gegend der Charniere eine deutliche Einziehung aufweist. Man sieht nun auch ein, zu welchem Ende die Charniere angebracht wurden. Die Durchschnürung kann nämlich ohne Weiteres nicht vollständig werden, da man von der Stahlschiene nicht verlangen kann, dass sie an den entsprechenden Stellen in scharfem Winkel nach einwärts knickt. Wird nun aber die Sicherung der Charniere gelöst, wobei man den Sperrhaken zurückschlagen und die Schraubenmutter sammt -Spindel vollständig abnehmen muss, dann schnürt sich der Apparat, — bei horizontaler Lage — vollkommen durch, so dass die Charniere zusammenschlagen. Zum Zwecke der Photographie musste nun aber der Apparat an einer senkrechten Wand aufgehängt werden, und hierbei zeigte sich, dass die untere Hälfte desselben durch ihre Schwere an der oberen derart zerrte, dass die Charniere zunächst um ein Weniges auseinandergingen. (Fig. 24). Es war daher nöthig den Apparat in leichter Weise von unten her zu unterstützen, um das Bild der vollständigen Durchschnürung zu erhalten (Fig. 25).

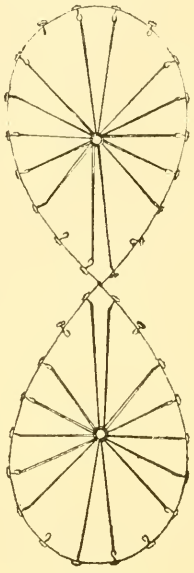


Figur 23.

Ich benutzte nun die zufällige Schwerewirkung, welche bei diesem Versuch eintrat, um zu zeigen, in welcher Weise die peripherwärts gerichtete anaphatische Bewegung der Centren durch Vermittlung der Radien und des Spannungsgesetzes auf den Zellumfang zurückwirkt. Dem Apparat hatte ich nämlich von vornherein eine Einrichtung mit-



Figur 24.



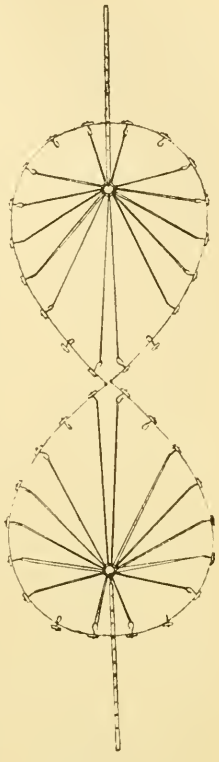
Figur 25.

gegeben, welche gestattet die anaphatische Exkursion der Centren im Versuch zu wiederholen. Zu diesem Zweck habe ich jede Halbschiene genau in ihrer Mitte durchbohren lassen und durch die Perforation kann ein in gleichmässigen kurzen Abständen durchlochtes Messingstäbchen hindurchgesteckt werden, welches an seinem einen Ende in ein Häkchen ausläuft (Fig. 6 d). Mit diesem kann der das Centrum vorstellende Ring gefasst und gewaltsam gegen die Peripherie herangezogen werden, wobei die schliessliche Fixirung des Ringes in der Weise erfolgt, dass ein Metallstift auf der Aussenseite des Stahlreifens durch das entsprechende Loch des Messingstäbchens hindurchgesteckt wird.

Im weiteren Verlaufe der geschilderten Versuchsreihe hob ich nun die Unterstützung des unteren Theiles des Apparates wiederum auf, so dass die Charniere wie vorher durch die Schwerewirkung klafften (Fig. 24). Danach gab ich den Centren die in der Anaphase zu beobachtende excentrische Stellung (Fig. 26), worauf die Charniere abermals zusammenschlugen und so fest aneinander lagen, dass sie auch bei vertikaler Stellung des Apparates trotz der Schwerewirkung nicht mehr auseinanderweichen konnten. Hier ist also der Beweis geliefert, dass entsprechend meiner theoretischen Berechnung durch Vermittlung

des Spannungsgesetzes die anaphatische Wanderung der Centren und ihre Feststellung an der Peripherie auf die Streckung und Durchschnürung des Zellkörpers in unterstützendem Sinne zurückwirkt.

Auf der Anatomenversammlung zu Berlin, wo dieser Versuch gezeigt wurde, hat einer der Redner bezweifelt, dass die Anbringung der Charniere mechanisch berechtigt sei. Es lässt sich aber ohne weiteres zeigen, dass mit der Einführung der Charniere Verhältnisse hergestellt werden, die für den Versuch selbst die denkbar ungünstigsten sind. Denn es muss berücksichtigt werden, dass die Charniere nach beiden Seiten hin in gleicher Weise beweglich sind und dass nach Lösung ihrer Sicherung das nicht montirte Modell die Form der Fig. 7 annimmt, wobei die Charniere sich so weit wie möglich von einander entfernen. Versucht man das in dieser Verfassung befindliche Modell in der Weise zusammenzupressen, dass die beiden gegenüberliegenden Charniere sich berühren, so benöthigt man hierzu einer maximalen Kraftanstrengung, da die gesammte Federkraft beider Stahlschienen überwunden werden muss. Die Peripherie der Zelle ist aber an und für sich eine durchaus nachgiebige Masse, von der beträchtliche Widerstände überhaupt nicht zu erwarten sind. Liessen sich am Modell ähnliche Verhältnisse herstellen, wie sie die plasmatische Grenzschicht der Zelle zeigt, so müsste der Versuch noch viel leichter von statten gehen, wie schon Roux in der Debatte zu meinem Vortrage bemerkte. Die verhältnissmässig enorme Kraft der Stahlfedern ist daran schuld, dass man die Radiärfäden sehr stark spannen muss, wenn man eine vollständige Durchschnürung des Apparates erzielen will. In der Natur könnte im Gegentheil die Spannung der Radien eine relativ recht geringe sein.



Figur 26.

Der Versuch am Modell läuft nun in verschiedenen Beziehungen wesentlich anders ab, als der Vorgang in der Natur selbst sich gestalten würde. Am Modell vollzieht sich die Bewegung der Centren und die äussere Gestaltsveränderung gleichzeitig. Bei der Zelle ist die letztere zunächst ausgeschlossen und zwar so lange, als das Oberflächenwachsthum ausbleibt. Daher haben wir in der Natur zunächst eine systematische Umordnung des Zellinhaltes, während der Formwechsel des Ganzen nachfolgt und durch die Anordnung der Theile

im Inneren bedingt wird. Ferner nehmen im Modell die beiden Theilcentren sofort jene centrale Schlussstellung ein, welche bei der Zelle erst durch die Telokinesis erreicht wird; am lebenden Objekt bedingt die wachsende Spindelfigur inzwischen die Verschiebung der Centren nach der Peripherie, und durch die Resistenz der Spindelreste sowie durch die Trägheit und Reibung der zu bewegenden Massen werden die Centren zunächst in ihrer stark peripheren Lage festgehalten. Die Umformung der Zellgestalt wird dann später bei gleichzeitigem Verfall der Spindelreste durch Vermittlung des Spannungsgesetzes wiederum die Ursache einer abermaligen rückläufigen Bewegung der Centren, durch welche diese letzteren wieder der Zellenmitte genähert werden (Telokinesis).

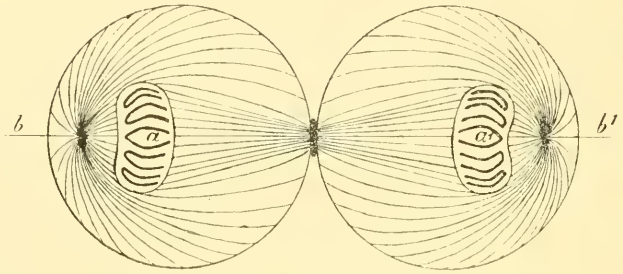
Schliesslich nimmt das Modell in Folge der Durchschnürung eine eigenthümliche Sanduhrform an, welche der Zelle fremd ist und lediglich auf der Beschaffenheit der Stahlfeder beruht. Die elastischen Radien bewegen hier nämlich nicht nur diejenigen Punkte der Peripherie, an denen sie inseriren, sondern da die Theile der Stahlfeder unter sich in fester Vereinigung stehen, so wirkt der Radius mit seinem gegenüberliegenden Synergisten in der Art zusammen, dass der ganze zwischen den Insertionspunkten der beiden zugehörigen Radien gelegene Abschnitt der Stahlschiene nach Maassgabe ihrer Elasticität und der aufgewendeten Kraft in einer bestimmten Weise durchgebogen wird. Wenn man nun die Fig. 25 genauer durchkontrollirt, so bemerkt man, dass auf die verschiedenen Abschnitte der Stahlschiene eine verschieden grosse Anzahl von Synergistenpaaren einwirken. Zählt man die zwischen den einzelnen Strahlen gelegenen Theilabschnitte der Peripherie von den Charnieren her gegen den Pol hin folgend ab, so wirkt auf den ersten Abschnitt nur ein Synergistenpaar, auf den zweiten zwei, auf den dritten drei u. s. f., auf den siebenten Abschnitt, welcher zwischen den beiden polarwärts gerichteten Strahlen liegt, wirken sieben Synergistenpaare. Es ist also klar, dass die Stahlfeder um so mehr durchgebogen werden muss, je mehr man sich von den Charnieren her den Polen nähert; daher die eigenthümliche Sanduhrform. Diese Formgebung kann an der Zelle nicht eintreten, da bei ihr zwei gegenüberliegende Strahlen auf den zwischen ihnen befindlichen weichen Abschnitt des Zellumfanges überhaupt nicht in der Weise einwirken, dass derselbe nach Art einer Stahlfeder durchgebogen und in eine näher bestimmbare specifische Form hineingebracht werden könnte.

Das Modell vernachlässigt nun unter anderem auch den Kern. Es ist möglich, dass dieser der Durchschnürung, soweit sie durch das Spannungsgesetz bedingt ist, besondere Widerstände entgegensetzt. Dies würde namentlich dann der Fall sein, wenn schon vor der Beendigung der Durchschnürung der Kern sich mit einer Membran um-

giebt, denn in diesem Falle würde er gerade jene Radien, welche ursprünglich in der äquatorialen Region der Mutterzelle ihre periphere Insertion hatten, die auch bei dem ganzen Prozess voraussetzungsweise mit am stärksten wirksam sein würden, schliesslich so weit auseinandersperren, dass wenigstens das letzte Ende der Durchtheilung allein auf Grund der Thätigkeit der Radien nicht zu Stande kommen könnte (s. Fig. 27). Nach Erfahrungen, die ich früher beim Leukocyten machen konnte und die ich hier und da bestätigt gefunden habe, ist es nun sehr wohl möglich, dass die Zerschnürung des Zellleibes, nachdem sie bis zu einem gewissen beträchtlichen Grade auf Grund des Spannungsgesetzes sich vollzogen hat, durch einen in der Aequatorialebene auftretenden Faserring zum völligen Abschluss gebracht wird. Gelingt es nämlich jener relativ seltenen Stadien habhaft zu werden, welche der Bildung des Flemming'schen Körperchens unmittelbar voraufgehen, so kann man bei Eisenhämatoxylinpräparaten in der Tiefe der äquatorialen Einfurchung mitunter einen feinen, scharf contourirten schwarz gefärbten Ring finden, der den Eindruck eines Schnürringes macht. Ich glaube kaum, dass hier ein blosser trügerischer Färbungseffekt vorliegt, denn eben diesen Ring findet man in seltenen Fällen doppelt vor (Nr. 6 Fig. 43), und diese Thatsache deutet unmittelbar darauf hin, dass der färberischen Erscheinung eine materielle Bildung zu Grunde liegt. Sind Schnürringe aber vorhanden, dann sind sie nothwendiger Weise auch bei der für die Mitose charakteristischen Materialverschiebung, insonderheit auch bei der Längsstreckung der ganzen Zellfigur mitbetheiligt. Ich mache hierbei darauf aufmerksam, dass auch ohne die specifische Bewegung der Pole während der Anaphase mit der Durchschnürung des Zellleibes und der gleichzeitigen Massenumlagerung im Raume eine Wanderung der Tochtercentren nach entgegengesetzten Richtungen jedes Mal implicite verbunden wäre. Man braucht nur die Durchschnittsfiguren der Mutter- und der Tochterzellen in den richtigen Grössenverhältnissen übereinander zu zeichnen, um sich von der mathematischen Nothwendigkeit einer solchen Bewegung zu überzeugen.

Ich komme nun auf die inzwischen auch von Meves beobachtete Thatsache zu sprechen, dass die eben durchschnürten Tochterzellen bisweilen in der Richtung der ursprünglichen Spindelachse abgeplattet erscheinen, wie man dies hier in Fig. 14p und 15g sehen kann. Meves deutet dies Faktum als eine von den Radien ausgehende auf den Zellumfang ausgeübte Druckwirkung und hebt besonders hervor, dass seiner Meinung nach diese Erscheinung durch Kontraktion nicht erklärbar sei. In dieser Beziehung bin ich ganz anderer Meinung. Wenn man an meinem neuen Modell das Centrum in peripherer Lage feststellt, so tritt sofort eine starke Abplattung des ganzen Apparates ein, welche der Abplattung der

Tochterzellen völlig entsprechen dürfte. Dagegen kann die Erscheinung durch Druckwirkung gerade eben nicht erklärt werden, denn die Strahlen, die Meves hierfür verantwortlich macht, gehen von dem in peripherer Stellung befindlichen Centrum wie ein „Schirm“ über den Kern hinweg nach den gegenüberliegenden Theilen der Zellwand (eine Anordnung, über die man sich nach Analogie der Fig. 27 orientiren kann), und wenn nun diese Strahlen sich strecken und eine Druck-



Figur 27.

wirkung ausüben, so müssen sie das Centrum in die Höhe treiben, da die Kraft sämmtlicher Radien an dem kleinen Mikrocentrum sich summirt, während eben diese sich andrerseits über eine weite Strecke des Zellumfangs vertheilt. Durch die von Meves vorausgesetzte Druckwirkung würde genau der entgegengesetzte Erfolg als derjenige, der mechanisch erklärt werden soll, eintreten: die Zelle würde sich in der Richtung der Spindelachse strecken.

Wie schon erwähnt ist die Abplattung der Zelle nach dem Spannungsgesetz sofort verständlich, wenn das Centrum peripher festgestellt ist; es fragt sich, ob eine solche Feststellung angenommen werden kann. Die Resistenz der Centralspindelreste würde in diesem Falle nicht genügen, sondern das Centrum müsste für eine Zeit lang an der benachbarten Zellwand sozusagen verankert sein. Ich halte dies für wahrscheinlich, da man um diese Zeit öfters stumpflappige hügelartige Ausbuchtungen der Zellwand genau neben dem Pol findet. Dies hat mir am Präparat selbst unmittelbar den Eindruck hervorgerufen als sei die über dem Mikrocentrum gelegene Strecke der Zellwand mit diesem für einige Zeit in fester Verbindung. Denn sobald auf Grund des Spannungsgesetzes bei einer solchen Lage der Dinge eine äussere Gestaltsveränderung zu Stande käme, würde durch Wirkung der am stärksten gespannten Fasern das Centrum sammt der ihm benachbarten Wandstrecke gegen das Flemming'sche Körperchen herabgezogen werden. Damit würde dann erstlich die in Rede stehende Abplattung des ganzen Zellkörpers erklärlich sein und zweitens dürften wir für den Specialfall eines einigermassen raschen Gestaltswechsels der Zelle die erwähnten hügelartigen Vorsprünge als kompensatorische

Ausweichungen der Zellsubstanz auffassen, welche naturgemäss neben der gewaltsam nach einwärts bewegten Polstelle am ehesten sich einstellen würden (vergl. oben S. 332).

(Citat aus No. 7, S. 567). „Ich komme nun schliesslich zur Besprechung der mitotischen Schlussbewegungen. Ich habe mich veranlasst gesehen zunächst für den Leukocyten eine neue Phase der Mitose aufzustellen (Telokinesis, Telophase), welche bisher nur wenig Beachtung gefunden hat und die doch, wie mir scheint, hochwichtig ist. Es handelt sich um jene Bewegungen von Mikrocentren und Kern, welche nach dem Schluss der Anaphase (— siehe hier Fig. 47) am Ende dazu führen jenen beiden Zellenorganen ihre für die Zellenruhe typische gegenseitige Orientirung zu geben. Vergleichen wir die Lage von Mikrocentren und Kern am Ende der Anaphase (Fig. 27) mit der Lage derselben Theile während der Zellenruhe (Fig. 1), so ist ohne weiteres ersichtlich, dass der Vorgang der Mitose an jener Stelle unmöglich zu Ende sein kann. Vielmehr haben Mikrocentrum und Kern jetzt noch die Aufgabe sich derart im Zellkörper zu verschieben, dass ihr anfängliches gegenseitiges Stellungsverhältniss sich geradezu umkehrt: Am Ende der Anaphase steht das Mikrocentrum peripher und der Kern central, in der Zellenruhe dagegen liegt das Mikrocentrum central und der Kern peripher. Diese typischen Bewegungen, welche diesen typischen Effekt haben nach dem Ablauf der Anaphase die charakteristische Ruhelage von Mikrocentrum und Kern herbeizuführen, nenne ich Telokinesis und die zugehörigen Mitosenbilder Telophasen."

Die Mechanik dieser Vorgänge habe ich in meinen früheren Schriften ausführlich erörtert und ich muss, um Wiederholungen zu vermeiden, bezüglich der grundlegenden Auseinandersetzungen auf diese zurückverweisen (No. 6, Kap. IV S. 524ff.; Ibidem S. 716f.; No. 7 S. 569ff.). Dagegen habe ich einigen Einwänden zu begegnen, welche auf Grund telokinetischer Figuren von Meves gegen das Spannungsgesetz erhoben worden sind. Ich füge hinzu, dass die von diesem Autor publicirten ganz vorzüglichen (!) Abbildungen (Geschlechtszellen aus dem Salamanderhoden) im Allgemeinen in ausgezeichneter Weise mit meiner Theorie übereinstimmen, nur dass Meves, weil er sich die Wirkungsweise des Spannungsgesetzes nicht völlig klar legte, sich berufen fühlt meinen Ausführungen entgegenzutreten.

Ich knüpfe für das Folgende wiederum an meine Abbildungen von rothen Blutkörperchen an. Es fragt sich zunächst: Wann beginnt die rückläufige Bewegung der Centren und die ent-

sprechende des Kerns? Hierauf lautet die Antwort, dass der Zeitpunkt ein recht verschiedener sein kann, dass aber das Zurücktreten des Centrums nach der Zellenmitte **frühestens** während der Einschnürung des Zellkörpers erfolgt (Fig. 14 n_1). Ganz ähnliche Beobachtungen sind von Meves erhoben worden. Dieser Autor scheint indes völlig verkannt zu haben, dass der Beginn der telokinetischen Bewegung in starken Grenzen variirt, denn er schiebt in die gewöhnlich zu beobachtende Reihenfolge der mitotischen Bilder Fälle ein, welche der linken Hälfte der Fig. 14 n_1 entsprechen und behauptet danach, dass erst die Centren von der Peripherie zurückweichen und späterhin sich derselben wiederum nähern (bei Meves Figg. 63 und 64). Hiervon kann natürlich gar keine Rede sein. Es handelt sich da einfach um Variationen der Mitose, um die so häufig zu beobachtenden Phasenverschiebungen, welche es mit sich bringen, dass mit einer bestimmten Stellung der Centren bald diese, bald jene Stadien der Kernumwandlung oder der Durchschnürung zeitlich zusammenfallen. Wie ich oben nachdrücklich hervorhob, giebt es im Verlaufe der Mitose des rothen Blutkörperchens nur einen einzigen Augenblick, wo ganz konstant eine bestimmte Phase der Kernveränderung mit einer bestimmten Stellung der Centren zusammenfällt, wobei gleichzeitig auch die äussere Zellgestalt immer wieder die nämliche ist. Dies ist das Stadium der Fig. 14 k, wo bei gestrecktem Zellkörper die Anaphase der Chromosomen und der Centren vollendet ist. Wir beobachten also hier in der linken Hälfte der Fig. 14 n_1 und ebenso an gleicher Stelle in Fig. 15 h nur Varianten der Telokinesis, die dadurch merkwürdig sind, dass die Centren nach der Zellenmitte schon zu einer Zeit zurücktreten, wo die Kernmembran noch nicht aufgetreten ist und die Tochterchromosomen noch als isolirte Bildungen von typischer Form erhalten sind. Ein ander Mal ist der Tochterkern schon vollständig konstituirt und die Telokinesis des Centrums hat noch nicht begonnen (Fig. 14 r).

Dass die Telokinesis schon während der Durchschnürung eintreten kann, ist nun wiederum von grossem Interesse für die Mechanik der Mitose, denn diese Thatsache stimmt durchaus überein mit den Ableitungen, die aus dem Spannungsgesetz gemacht werden können; durch die Einschnürung selbst werden nämlich die am stärksten gedehnten Radien, welche auf die rückläufige Bewegung des Centrums am kräftigsten wirken, derart verlagert, dass sie mit immer grösseren Komponenten ihrer Kraft an dem Centrum wirksam werden. Ferner wird auch durch die Einschnürung die Resistenzfähigkeit der Centralspindel, welche die extrem periphere Stellung der Centren bedingte, gemindert. Denn zuvor ruhte jedes Mikrocentrum auf der Spitze einer Faserpyramide von relativ hoher Strebfestigkeit; mit der Einschnürung wird die Spindel aber mehr und mehr auf einen schmalen

Strang reducirt, der einer Durchbiegung leichter zugängig ist und mit der Zeit der Resorption anheimfällt.

In Fig. 14 finden wir ferner bei MEVES eine telokinetische Figur abgebildet, in der das Centrum schon sehr der Zellenmitte genähert steht, wobei eine durch die ganze Zelle hindurchgehende Strahlung sichtbar ist. Bezüglich dieser letzteren bemerkt der Autor (S. 24): „durch Kontraktion können ihre Fasern nicht wirken, weil sich Centralkörper und Sphäre mehr und mehr von der Zellperipherie entfernen. Wenn ihnen überhaupt eine Wirkung zugeschrieben werden soll, kann es meiner Ansicht nach nur eine stemmende sein . . . .“ Die Begründung: „weil sich Centralkörper und Sphäre mehr und mehr von der Zellperipherie entfernen“ setzt mich in starke Verlegenheit gegenüber einem Autor, der das Spannungsgesetz bekämpft, denn da dieses letztere sozusagen seiner Definition nach die Tendenz hat das Centrum mehr und mehr von der Zellperipherie zu entfernen, so kann ich nur annehmen, dass MEVES diese Angelegenheit missverstanden hat.

In der MEVES'schen Arbeit wird nun ein Faktum besonders stark hervorgehoben, welches, wenn es unwiderleglich feststünde, in der That durch das Spannungsgesetz allein nicht erklärbar wäre. MEVES behauptet nämlich für sein Objekt, dass das Mikrocentrum bei Gelegenheit der Schlussbewegungen zunächst von seinem Anfangsort aus etwa um 90° an der Zellperipherie paratangential entlang rutscht. Eine solche Viertelkreisbewegung wäre als eine Wirkung des Spannungsgesetzes nur dann denkbar, wenn zu gleicher Zeit das Centrum sich mindestens um ein Weniges der Zellenmitte nähern würde. Die specielle Form der Kurve würde hierbei durch den Widerstand des Kerns und der Spindelreste bedingt werden. Ist nun die von MEVES behauptete rein paratangentiale Bewegung wirklich thatsächlich oder nicht, und welche Bedeutung kann sie haben?

Hier erlaube ich mir auf Grund der MEVES'schen Abbildungen folgende Bemerkungen. Erstlich hat der Autor jene Varianten der telokinetischen Bewegung beobachtet (Figg. 63 u. 64), wo das Centrum zunächst keine Kreisbewegung macht, sondern schon während oder unmittelbar nach der Durchschnürung in der Richtung nach der Zellenmitte entweicht; die paratangentiale Bewegung wäre also zum mindesten nicht immer bei diesem Objekte vorhanden. Zweitens haben wir in einer Reihe von Abbildungen (Figg. 67 u. 68) gleichzeitig mit der Kreisbewegung die erforderliche Verschiebung nach der Zellenmitte.

Drittens hat der Autor überhaupt kein einfaches leicht übersichtliches Objekt vor sich gehabt, bei dem die nach dem Spannungsgesetze zu erwartende Stellung der Centren so ohne weiteres zu ermitteln wäre; denn die Abbildungen zeigen, dass bei den Sperma-

togonien und den Spermatocyten während der Schlussbewegung zugleich eine vielleicht typische Ortsverschiebung der ganzen Masse der Tochterzellen statt hat, so dass am Schluss der Telokinesis die gegenseitige Orientirung der Tochterzellen eine durchaus andere ist als vorher (Figg. 70, 71, 82; auch Figg. 33, 34, 39, 36). Die Verlagerung der Tochterzellen geht, soweit man nach den Abbildungen des Autors urtheilen kann, unter Mitwirkung äusserer Pressung vor sich. Wie unter diesen komplicirten Bedingungen sich die Wanderung der Tochtercentren im Einzelnen gestaltet, steht dahin. Es ist in vielen der abgebildeten Figuren kaum zu ermessen, inwieweit die sichtbare Umlagerung der Centren lediglich durch die Ortsveränderung und Pressung des ganzen Zellkörpers bedingt ist und inwieweit hiervon unabhängige, innere Bewegungsvorgänge mitbetheiligt sind (z. B. Figg. 36, 70, 71, 82 und andere). Ausserdem ist die Meves'sche Darstellung der Schlussbewegungen trotz der vielen und ausgezeichneten Abbildungen — der schönsten, welche bis jetzt existiren —, unvollständig und unübersichtlich, da die den Bewegungen der Centren entsprechenden Verschiebungen des Kerns nicht sinngemäss berücksichtigt worden sind und die wichtige Phase, in der das Centrum von der Peripherie schliesslich nach der Zellenmitte einrückt, gänzlich zu kurz kommt.

Und welchen Grad von Sicherheit hat schliesslich die Angabe, dass in einer Reihe von Fällen das Centrum zunächst an der Zellenperipherie entlang rutscht, ohne eine Bewegung nach der Zellenmitte zu zeigen? Hierüber giebt der Bericht Aufschluss, den Meves über seine technischen Methoden gegeben hat. Der Verfasser macerirte seine Objekte ein bis zwei Monate lang in Flemming-scher oder Hermann'scher Lösung und behandelte sie dann noch häufig mit rohem Holzessig nach! Welche Verschiebungen bei einer solchen Behandlung die Inhaltsbestandtheile der Zelle eventuell erfahren könnten, davon ist bei Meves nicht die Rede. Der Versuch am Modell zeigt, dass schon die Ausschaltung einiger weniger benachbarter Strahlen genügt, um das Centrum nach der entgegengesetzten Richtung entweichen zu lassen und sogar die äussere Gestalt des Modells zu verändern. Somit würde auch bei den Meves'schen Zellen das Durchreissen einiger weniger Fäden genügen, um das Centrum wiederum der Peripherie zu nähern. Der Berechnung nach müssen aber bei unvollkommener Konservirung gerade diejenigen Fäden am ersten zerstört werden, die zu diesem Effekte führen würden, da sie nach Aussage des Spannungsgesetzes von vornherein in der vergleichsweise stärksten Spannung befindlich waren; tritt bei der Ausfällung der Eiweisskörper noch eine geringe Schrumpfung hinzu, so ist die Gefahr des Durchreissens der Fäden sehr naheliegend. Ich habe den Autor auf der Anatomenversammlung zu Berlin bereits angesichts

seiner Präparate darauf aufmerksam gemacht, dass in den von ihm demonstrirten Zellen Substanzauflösungen, artificielle „Löcher", zu verzeichnen sind, und zwar habe ich diese Bemerkung gemacht, ohne im Geringsten zu wissen, dass ich auf Grund eben dieser Präparate angegriffen werden sollte. Der Zufall hat es gefügt, dass ich mich inzwischen über die eiweissablösende Eigenschaft der Flemming'schen Mischung wie folgt geäussert habe (Nr. 9, S. 11):

„Auch die Flemming'sche Lösung scheint bedeutende Mengen von Eiweiss abzulösen und die berühmte „Klarheit" solcher Präparate dürfte zum Theil darauf beruhen, dass die Dichtigkeit der Zellstruktur durch Eiweissablösung gelockert wird. Wird doch neuerdings angegeben, dass man die Stücke wochenlang in der Flemming'schen Lösung liegen lassen soll! Wozu? Wenn das Mittel sicher fällend wirkt, so muss es das Eiweiss mindestens binnen 24 Stunden vollkommen fällen. Bei wochenlanger Maceration kann es sich nur um Eiweissablösung handeln. Hiermit wird kein allgemeiner Vorwurf gegen das Mittel erhoben. Denn es ist gewiss auch eine Methode so zu verfahren. Nur müssen wir dann von dem Untersucher ein kritisches Urtheil über den jeweiligen Effekt der Fixirung fordern."

Dieses kritische Urtheil über den Effekt des Konservirungsverfahrens vermisse ich bei Meves. Wir wissen, dass verdünnte Säuren den ersten Grad der Verdauung einleiten; darum ist bei sauren Fixirungen immer Vorsicht am Platze. Das monatelange Aufbewahren der Stücke in sauren Lösungen kann doch nur als Abusus bezeichnet werden! Meves hat dann die Präparate häufig noch mit rohem Holzessig nachbehandelt, ein Verfahren, das an und für sich schrumpfen macht und daher die Gefahr des Einreissens gespannter Fäden mit sich bringt. Wie soll man darauf vertrauen, dass die Centren in den Meves'schen Zellen wirklich noch ganz genau an jenem Orte liegen, wo sie im Leben lagen! Genügt doch eine geringe Abweichung von den natürlichen Verhältnissen, um das Resultat prinzipiell zu verändern! Dies alles zur Abwehr der Angriffe, die ich von Meves her erfahren habe. Nun will ich aber auch meinerseits die positiven theoretischen Entwicklungen, die dieser Autor an Stelle meiner Theorie setzt einer kurzen Kritik unterziehen.

Meves nimmt zur Erklärung der mitotischen Schlussbewegungen an, dass die Radien durch Druckkräfte wirken. Hierbei verzichtet der Autor zunächst auf eine vollständige Erklärung der Bewegung der Centren, da bei seinem hauptsächlichsten Objekte, den Spermatocyten, das Einrücken der Centren von der Peripherie gegen die Zellenmitte in eine Zeit fällt, wo die Radien verschwinden und undeutlich werden. Ferner verzichtet Meves ebenso auf eine Erklärung der Bewegungen

des Kerns, von welchen ich auf Grund des Spannungsgesetzes gezeigt habe, dass sie denen des Centrums durchaus entsprechend sind. Wenn nun propulsatorische Kräfte angenommen werden sollen, muss zunächst darauf aufmerksam gemacht werden, dass ja doch für bestimmte Erscheinungen der Mitose nachweislich nur eine Kontraktionskraft der Radien in Anspruch genommen werden kann, wie z. B. für die Einschnürung des Zellleibes. Wir müssten mithin die Radien bald durch Zug, bald durch Druck wirken lassen und dies würde natürlich zu Willkürlichkeiten führen müssen, wie wir solche bereits bei Drüner haben. Meves unterlässt es ferner vollkommen nachzuweisen, dass die Radien die erforderliche Biegungsfestigkeit besitzen und nimmt eine starke Biegungselasticität als selbstverständlich an, Voraussetzungen, die ich durchaus nicht selbstverständlich finden kann.[1])

Um nun die telokinetische Bewegung der Centren durch Druckwirkung zu erklären, müssen Strahlengruppen herausgesucht werden, welche vom Standpunkt der in Verfolg begriffenen Bewegung aus betrachtet in der rückwärtigen Verlängerung der bereits durchmessenen Wegstrecke befindlich sind. Nur so wäre es gestattet, sich die Vorstellung auszubilden, dass die Strahlen bei ihrer Verlängerung das Centrum vor sich herschieben. Von allen Strahlen, die am Centrum inseriren, sind mithin für diese Hypothese nur bestimmte Gruppen brauchbar, die die geforderte Lage haben. Wozu aber diejenigen Radien dienen, die nach den verschiedensten Richtungen verlaufen und in Ansehung der Druckwirkung vollkommen überflüssig sind, das wird nicht gesagt; sie sind nach Meves offenbar funktionslos. (Nach dem Spannungsgesetz hat dagegen bekanntlich jeder Radius zu jeder Zeit eine bestimmte Funktion!)

Eben diese Radien, welche ausgewählt wurden, um die vermutheten Druckwirkungen zu besorgen, sollen nun andrerseits auch theils gelegentlich, theils in typischer Weise die Zellwand, auf die sie sich stützen, herausbauchen. Woher es nun kommt, dass weite Strecken der Zellwand in zum Theil enormer Weise hervorgetrieben werden, während das kleine Mikrocentrum, an dem sich doch die Kraft der drückenden Radien summirt, relativ unbeweglich bleibt, ist räthsel-

[1]) Gleich zu Anfang der mechanischen Erörterung über die Telokinesis werden von Meves zwei Figuren vorgeführt, welche als aufeinander folgende Stadien gelten sollen (Fig. 65 und 66), und aus der proponirten Aufeinanderfolge werden Schlüsse auf die Druckwirkung der Radien gemacht. Ich meinerseits würde beide Figuren für geringfügige Varianten desselben Stadiums halten. Wenn sie aber aufeinander folgen sollen, so ist die Folge gewiss gerade umgekehrt zu denken als von Meves angenommen wird, denn die Tochterzellen der Fig. 65 sind noch bei weitem stärker abgeplattet als die der Fig. 66. Die Abplattung dürfte aber successive nach Abschnürung der Tochterzellen entstehen.

haft.[1]) Ferner sind die Strahlen des die Druckwirkung vermittelnden Bündels zuweilen die längsten, und zwar in der Art, dass in mehreren MEVES'schen Figuren dieses Bündel den grössten Theil der Zellsubstanz ausmacht (Fig. 78, 79). Es müssten danach die Centren in solchen Fällen von der grössten Ansammlung der Zellsubstanz hinwegbewegt werden; soweit unsere bisherigen Erfahrungen reichen, tritt aber ganz allgemein das Gegentheil ein und die Centren werden nach der grössten Plasmaansammlung hingeleitet. Auch bei dem Objekte, das MEVES vor Augen gehabt hat, ist offenbar das Gleiche der Fall; man braucht nur die entsprechenden telokinetischen Figuren mit den ruhenden Zellen zu vergleichen, um sich davon zu überzeugen (die Fig. 78, 79 und 81 einerseits im Verhältniss zu Fig. 71 andererseits).

Schliesslich wandern nun die Centren nicht in geraden Linien, sondern in Kurven. In Folge dessen muss MEVES annehmen, dass fortwährend in den entsprechenden erforderlichen Lagen, also etwa in der Richtung der Tangenten, welche zu der betreffenden Kurve gehören, neue Strahlenbündel zum Auswachsen kommen, während die älteren Strahlenbündel funktionslos werden, bezw. sich desorganisiren. Dies ist der Gipfelpunkt der MEVES'schen Hypothese!! Der Autor hätte sich nicht so viel Mühe damit zu geben brauchen. Wenn er sich einfach dahin ausgedrückt hätte zu sagen, dass die Mikrocentren vermittelst ihrer Strahlen nach Bedarf in der Zelle herumwandern, so hätte er gleich den Kernpunkt seiner Ansicht in Kürze dargelegt. Meiner Meinung nach hört hier die Möglichkeit auf, von einer bestimmbaren Dynamik der Zellentheilung zu reden.

[1]) Die kolossalen Ausbauchungen, die MEVES in Fig. 79, 80 und 81 zeichnet, dürften doch wohl nur durch äussere Pressung entstanden sein. Oder will uns der Autor etwa gar versichern, dass dies durch innere Bewegungsvorgänge erzeugte typische, irgendwie häufig vorkommende Fälle seien?

Würzburg, Ende Oktober 1896.

Literaturverzeichniss.

1. Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. d. Physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXIX. Bd., Nr. 1, 1895.
2. Dehler, Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der rothen Blutkörperchen beim Hühnerembryo. Arch. f. mikroskopische Anat., Bd. 46. 1895.
3. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift, XXIX. Bd. 1894.
4. Von Erlanger, Die neuesten Ansichten über die Zelltheilung und ihre Mechanik. Zoolog. Centralblatt, III. Jahrg., Nr. 2. 1896.
5. Martin Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Leipzig. W. Engelmann. 1892.
6. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 42. 1894.
7. Derselbe, Cytomechanische Studien. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 1. 1895.
8. Derselbe, Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. Verhandl. der anatom. Gesellschaft. 1896.
9. Derselbe, Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk. u. für mikrosk. Technik, Bd. XIII, 1896, S. 186—199.
10. Derselbe, Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältniss zum Spannungsgesetz. Nach Untersuchungen in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Theodor Cohn. Morpholog. Arbeiten, Bd. VII. 1897.

11. Martin Heidenhain, Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen. Morpholog. Arbeiten, Bd. VII. 1897.

12. Von Kostanecki und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 47. 1896.

13. Derselbe, Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern (polnisch). Mit einer Tafel. Verhandl. d. Krakauer Akademie. 1895. Ausführlicher deutscher Auszug in dem „Anzeiger der Akademie der Wissensch." in Krakau.

14. Von Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 46. 1895.

15. Vom Rath, Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea etc. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LX. 1895.

16. Reinke, Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. Sitzungsber. der Berl. Akademie. 1895. Nr. XXX.

17. Von Siedlecki, Ueber die Struktur und Kerntheilungsvorgänge bei den Leukocyten der Urodelen (polnisch). Mit einer Tafel. Verhandl. der Krakauer Akademie. 1895. Ausführl. deutscher Auszug in dem „Anzeiger der Akademie der Wissensch. zu Krakau, S. 114—118. 1895.

18. H. E. Ziegler, Untersuchungen über die Zelltheilung. Verhandl. der deutsch. zoolog. Gesellsch. 1895.

19. Derselbe, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, LX. 1895.

20. Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 48. 1896.

Ueber eine rudimentäre Drüse beim weiblichen Triton.

Von

Johannes Dauen.

(Aus der anatomischen Anstalt der Universität Würzburg.)

Mit 13 Figuren im Text.

Den Hauptgegenstand dieser Arbeit bildet eine kleine, vor einigen Jahren von M. HEIDENHAIN [1]) in der Kloakengegend des weiblichen Triton entdeckte rudimentäre Drüse, deren Existenz unverständlich wäre, wenn sie sich nicht beim männlichen Thier als ein funktionirendes, umfänglich ausgebildetes Organ wiederfände. Beim Männchen tritt nämlich zu dem Geschlechtsapparat ein accessorischer Drüsenkomplex hinzu, dessen Sekrete bei der Ablage der Samenmasse und der Bildung der Spermatophoren Verwendung finden. Mithin sind diese Drüsen, drei an der Zahl, Becken-, Bauch- und Kloakendrüse, eigentlich nur dem männlichen Thier eigenthümlich. Es trifft sich aber, dass die eine von ihnen, die Bauchdrüse, bei den Weibchen in rudimentärer Form auftritt, in der nämlichen Weise etwa, wie die Mamma des Weibes bei dem Manne als Brustwarze sich wiederholt. Dies kleine Drüsenrudiment darf somit in vergleichend anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung einiges Interesse beanspruchen und da, wenn wir von einigen flüchtigen Skizzen M. HEIDENHAIN's absehen, von diesem Organ noch keine Abbildungen gebracht worden sind, so war es lohnend, den Gegenstand von Neuem aufzunehmen, um vor Allem eine figürliche Darstellung zu Stande zu bringen.

Unser Thema hat überhaupt noch keine eingehendere Würdigung

[1]) M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXV.

erfahren. Nachdem M. Heidenhain dies Gebilde beschrieben hatte, ist seine Existenz sogar durch Alfred Stieda [1]) in Frage gezogen worden. Dieser Autor meinte, dass Heidenhain wahrscheinlich die bei den Urodelen vorhandenen Receptacula seminis, deren Entdeckung wir von Siebold verdanken, wieder aufgefunden, jedoch verkannt hätte. Entgegen dieser unrichtigen Vermuthung hielt M. Heidenhain in einer kurzen Mittheilung [2]) an seinen früheren Angaben fest. Stieda's Irrthum wäre nicht möglich gewesen, wenn er beachtet hätte, dass H. die Tubuli seiner rudimentären Drüse hinter (!) dem Kloakenspalt an der äusseren Haut, an dem vielschichtigen Pflasterepithel der Epidermis enden lässt, während die allerdings drüsenähnlichen Schläuche der Receptacula in die Kloake ausmünden, deren einschichtiges Cylinderepithel ihr Mutterboden ist. Vielleicht ist Stieda dadurch irregeleitet worden, dass bei den von ihm untersuchten Thieren die Drüse überhaupt fehlte; hat doch Heidenhain selbst bei je einem Exemplar von Tr. alpestris und Tr. cristatus das vollständige Fehlen der rudimentären Bildung feststellen können. Tr. taeniatus, die von Stieda benützte Species, ist ausserdem offenbar ungünstig, da hier die in Rede stehenden Drüsenschläuche häufig nur kümmerlich ausgebildet sind. Einige Zeit darauf hat dann A. zur Mühlen [3]) unter besonderer Bezugnahme auf die zwischen Heidenhain und Stieda schwebende Streitfrage die Untersuchung von Tr. taeniatus noch einmal aufgenommen und er fand in der That die Drüse bei vier Individuen nur zwei Mal. Es sei im Anschluss hieran gleich darauf hingewiesen, dass das Organ, wie bei einer rudimentären Bildung kaum anders zu erwarten ist, überhaupt recht sehr variirt, dies sowohl bezüglich der im Einzelfall vorhandenen Gesammtzahl der Drüsentubuli als auch bezüglich der Längenausdehnung der Einzelschläuche. Im Uebrigen ist die Drüse, wenn ich von einer Notiz in Wiedersheim's Grundriss der vergleichenden Anatomie (III. Auflage) absehe, nur noch einmal bei Nicoglou [4]) kurz erwähnt worden.

Es ist mir nicht möglich, eine anatomische Beschreibung meines Gegenstandes zu geben, ohne auf das Verhalten der Kloake und Kloakenlippen näher einzugehen. Erst aus der topographischen Zusammenordnung der Theile wird die vergleichend anatomische Bedeutung des Organs erkannt. Ich werde daher weiter unten zunächst die ganze Region, mit der wir es hier zu thun haben, kurz besprechen,

---

[1]) Alfred Stieda, Ueber die Kloake und das Receptaculum seminis der weiblichen Tritonen. In.-Diss. Königsberg. 1891.

[2]) Anatom. Anzeiger. VII. Jahrgang. 1892. S. 432 ff.

[3]) Alexander zur Mühlen, Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. In.-Diss. Jurjew 1893.

[4]) Ph. Nicoglou, Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 56.

dann die Drüse selbst beschreiben und schliesslich auf die analogen Gestaltungsverhältnisse beim Männchen eingehen. Zuvor noch einige Worte über **Material und Technik.**

Es konnten alle einheimischen Tritonenarten untersucht werden: Triton cristatus, helveticus, taeniatus, alpestris. In der näheren Umgebung Würzburg's kommen allerdings nur Tr. cristatus und taeniatus vor und zwar nur der letztere in reichlicher Menge; wer Tr. alpestris und helveticus hierorts untersuchen will, ist auf den Spessart als die nächste Bezugsquelle angewiesen. Die makroskopische Präparation ist bei unserem Objekt überhaupt nicht möglich, theils schon wegen der Kleinheit des Gegenstandes, theils auch weil die Einlagerung der zarten Drüsentubuli in eine derbe fasrige Gewebemasse ihre präparatorische Isolation durchaus verhindert. Man ist daher darauf angewiesen, das Organ durch das Verfahren der Serienschnitte darzustellen. So wenigstens bei den Weibchen. Bei diesen gewann ich den zu untersuchenden Kloakenabschnitt entweder, indem ich vor und hinter der Cloake mit der Scheere quer das ganze Thier durchtrennte, oder ich trug durch einen Horizontalschnitt die ganze Kloakenregion von der darüber gelegenen Wirbelsäule und den dorsalen Muskelmassen ab. Im ersteren Falle mussten die von mir meist in Sublimat fixirten Stücke noch entkalkt werden. Hierzu benutzte ich Salzsäure oder Trichloressigsäure. Die letztere ist indessen, wie ich mich überzeugte, entschieden nicht rathsam, da die Grundsubstanz des Bindegewebes verquillt und die Präparate ein durchscheinendes glasiges Ansehen gewinnen. Diese Thatsache war mir darum auffallend, weil eine für die Fixation so heikle Materie, wie das Mucin, durch die Trichloressigsäure sehr vollständig ausgefällt wird; die Mucine sollen ja aber gerade als intercelluläre Produkte in der Bindesubstanz vorkommen. Ich erwähne nebenbei, dass ich zur Erprobung des genannten Mittels kleine Darmstückchen direkt in 2 bis 5procentiger Trichloressigsäure fixirt habe und hierbei neben den besprochenen Quellungserscheinungen im Bindegewebe und neben der auffällig guten Fixirung der Schleimgranula in den Becherzellen als einen anerkennenswerthen Erfolg eine besonders schöne Konservirung der Lage der Theile erhielt, so dass z. B. alle Lymphbahnen der Darmwand nicht wie gewöhnlich zusammengefallen und unkenntlich, sondern vollständig frei und offen erschienen. Die in dieser Weise fixirten Präparate liessen sich auch sehr leicht und sehr schön färben (z. B. gute Saffranin- und Eisenhämatoxylinfärbungen) und dürfte daher die Trichloressigsäure für Organe und Gewebe, die kein Bindegewebe enthalten (Embryonen!), zu weiteren Versuchen empfohlen werden können. — Die bereits entkalkten Stücke habe ich weiterhin möglichst dem Volumen nach verkleinert, indem ich namentlich die dorsalen Muskelmassen und die

Wirbelsäule, so gut es anging, entfernte. Einige wenige Stücke habe ich ferner in einer Mischung von Sublimat und Osmiumsäure konservirt.

Bei den zu Zwecken des Vergleichs untersuchten männlichen Thieren wurde die Kloake sammt allen Anhangsgebilden im Zusammenhang von dem Skelet herunterpräparirt. Zum Zwecke der Fixation wurde hier wiederum Sublimat, in einzelnen Fällen auch koncentrirte Pikrinsäure verwendet.

Eingebettet wurde ausschliesslich in Paraffin. Die Schnittdicke betrug, dem mikroskopisch-anatomischen Hauptzwecke der Untersuchung entsprechend, gewöhnlich 10—15 μ; nur bei einzelnen Serien ging ich bis auf 5 μ herab.

Da es mir meist nicht auf histologische Feinheiten ankam, so waren der Regel nach die Färbungen einfacher Natur. Die Ueberzahl der von weiblichen Thieren entnommenen Präparate wurde mit Alaunkarmin gefärbt und zwar entweder im ganzen Stück oder erst schnittweise auf dem Objektträger. Da die Durchfärbung im Alaunkarmin vollkommen sicher von statten geht, so ist die Schnittfärbung in diesen Fällen eigentlich, weil umständlich, vollkommen überflüssig. Die männlichen Organe habe ich hauptsächlich an zwei Serien untersucht, die in Pikrinsäure fixirt und in Hämatoxylin gefärbt waren (Durchfärbung in reinem Hämatoxylin, Extraktion in 1procentiger Alaunlösung). Diese Serien zeigten eine schöne Hervorhebung aller in Betracht kommenden Gewebebestandtheile und hätten schon für sich allein genügen können, mir die nöthige Orientirung zu geben.

Die in Sublimat-Osmiumsäure konservirten Gewebe habe ich durchgehends erst auf dem Objektträger, theils in Saffranin, theils in Neutralroth (P. Ehrlich) tingirt. Dieser letztere Farbstoff ist für nicht zu stark osmirte Stücke sehr wohl zu empfehlen und ergiebt am Kern eine Wirkung, welche der des Saffranins recht ähnlich ist.

Zur Beobachtung genügten für gewöhnlich schwächere Vergrösserungen; nur in einzelnen Fällen musste ich zur Wasser- oder Oelimmersion greifen, namentlich dann, wenn es darauf ankam, glatte Muskulatur und Bindegewebsfasern auseinander zu halten.

Die **Vulva** der weiblichen Tritonen ist schon oftmals beschrieben worden und ich stelle hier das Allbekannte nur noch einmal kurz zusammen, um dem Leser die Einsicht in das später Folgende zu ermöglichen. Bezüglich der Literatur verweise ich auf die Arbeiten M. Heidenhain's, Stieda's und zur Mühlen's, da ich von umfangreichen Literaturbesprechungen und ausführlichen Citaten anlässlich dieser kleinen Schrift keinen Gebrauch zu machen beabsichtige.

Die Vulva erscheint im Ganzen als eine unmittelbar kaudalwärts vom Becken gelegene Aufwulstung, welche einen in der Längsrichtung des Körpers gelegenen medianen Spalt, den äusseren Kloaken-

spalt, erkennen lässt; dieser scheidet die beiden Kloakenlippen von einander, die eben der genannten Aufwulstung zu Grunde liegen. Vor und hinter dem Kloakenspalt vereinigen sich die Lippen durch einen Querriegel, welcher entsprechend als vordere und als hintere Kommissur bezeichnet werden kann, Ausdrücke, die schon Duvernoy vor nahezu einem halben Jahrhundert brauchte und die neuerdings wieder aufgenommen worden sind. Diese Kloakenlippen sind beim Weibchen viel unscheinbarere Bildungen als beim Männchen, da bei letzterem die Lippen einen umfangreichen Drüsenapparat beherbergen, welcher beim Weibchen fehlt. Dagegen ist die weibliche Vulva in besonderer Weise durch einen reichen Apparat glatter Muskeln ausgezeichnet, eine Thatsache, die beim aufmerksamen Zusehen schon dem unbewaffneten Auge leicht auffällig wird, da die Vulva, etwa bei dem Versuch, das Thier zu tödten, Kontraktionserscheinungen zeigt, die nur auf das Vorhandensein unwillkürlicher Muskelmassen zurückgeführt werden können. Ziehen sich die Kloakenlippen ad maximum zusammen, so tritt die Vulva in Form eines abgestumpften Konus hervor, auf dessen ventraler Fläche der Kloakenspalt befindlich ist.

Oft hat man die Kloakenlippen als Duplikaturen der äusseren Haut bezeichnet. Dies ist gewiss nicht ohne weiteres erlaubt, denn es müsste erst nachgewiesen werden, dass die mediale Wand der Lippen wirklich von einem ektodermalen Epithel bedeckt ist. Untersuchungen, die diesen Punkt betreffen, sind mir nicht bekannt. Es würde wohl schwierig sein, die genaue Grenzlinie zwischen dem Proktodäum und dem entodermalen Theil der Kloake mit Sicherheit beim ausgewachsenen Thier festzustellen. — An den Lippen kann man ausser einer medialen und lateralen auch eine ventrale Fläche deutlich unterscheiden. Diese setzt sich im Schnittpräparat gewöhnlich ziemlich scharf von der lateralen Fläche ab und zeichnet sich dadurch besonders aus, dass sie von kurzen Warzen oder Papillen in dichter Weise bedeckt ist. Diese Papillen finden sich ebenso auf der ventralen Fläche der vorderen und hinteren Kommissur (vergl. die Abbildungen) und an der letzteren setzen sich die Papillen auch auf die kaudalwärts gewandte Fläche derselben fort. Da dieser Punkt für später von Belang ist, so möge man mich recht verstehen. Man kann an der hinteren Kommissur eine kranialwärts gerichtete Fläche, welche der Kloake zugewandt ist, von einer ventralen unterscheiden, und diese wiederum geht in eine kaudalwärts schräg gegen die Unterfläche des Schwanzes sich abdachende Fläche über. Ich hebe nun hervor, dass die Integumentalpapillen von der Ventralfläche der hinteren Kommissur aus auch über deren rückwärtigen Abhang sich hinwegziehen.

Das Vorderende der Kloake, ihre Grenze gegen das Rectum hin, kann man an jener Stelle annehmen, wo die Blase in das Darmrohr einmündet. Letzteres läuft hier horizontal von vorn nach hinten

und zeigt in seinen Wandungen die für den ganzen Darmkanal charakteristische Schichtenfolge. Unmittelbar vor dieser Stelle findet man die beiden bis zur Berührung in der Medianebene einander genäherten Eileiter der dorsalen Darmwand direkt aufgelagert. Auf Querschnittsserien bilden Darm und Eileiter an dieser Stelle sozusagen ein

Figur 1.

Triton alpestris. Querschnitt auf der Höhe der Genitalpapillen. Man sieht in der Mitte die Kloake Kl, darüber die Ovidukte Ov, deren Schleimhautfalten zum Theil tangential angeschnitten sind, ferner noch weiter dorsalwärts Theile der Niere N, rechts und links die Harnleiter H und die kaudalen Zipfel der Leibeshöhle C, unten ein Stück des Beckens B. An der linken Genitalpapille ist die Ausmündungsstelle des Eileiters getroffen. Die zur Leibeshöhle gehörigen Spalten werden auf ihrer medialen Seite unterhalb des Peritoneums je durch eine Schicht glatter Längsmuskelfasern (dunkel gehalten) flankirt, welche auf die Längsmuskulatur der Kloake zu beziehen ist. Bei hM sieht man das hintere Längsbündel glatter Muskelzellen.

Packet, welches an dem Mesenterium hängt. Auffallend war mir, dass hier beiden Eileitern der grösste Theil ihrer Ringmuskulatur gemeinschaftlich ist.

Etwas weiter kaudalwärts auf der Höhe der Genitalpapillen ist die allgemeine Situation im Querschnittsbilde eine ganz andere geworden (Fig. 1). Die Leibeshöhle ist jetzt nur noch lateralwärts vom Kloakenrohr in Form einer schmalen Spalte entwickelt (Fig. 1 C), während dorsalwärts die Nieren den Eileitern, ventralwärts das Kloakenrohr dem Becken breit verbunden ist. Was die Genitalpapillen anlangt, so zeigen sie im mikroskopischen Bilde von Individuum zu Individuum ausserordentlich wechselnde Verhältnisse, je nach dem Kontraktionszustande der glatten Muskulatur, die in den Wänden der Kloake und der Eileiter selbst befindlich ist. Gewöhnlich nimmt es sich so aus, als ob die Papillen in dorsalen Ausbuchtungen des Darmrohrs stehen. Dies hängt wohl damit zusammen, dass die glatte Muskulatur sich jedesmal beim Absterben in stärkerem Grade zu kontrahiren pflegt; dann ziehen sich die Darmwände vor und hinter den Papillen zu einem engen Rohr zusammen, während an der Stelle der Papillen selber wegen ihrer relativ bedeutenden Grösse und Unnachgiebigkeit eine dorsale Aussackung der Kloake bestehen bleibt, die nun eben von der Masse der Papillen ausgefüllt wird. Wenn der Kontraktionszustand der Eileitermuskulatur kein erheblicher ist, so bilden die Papillen nur geringe Vorragungen auf der Innenfläche der Kloakenwand; andernfalls können sie auch wie erigirt sein und erscheinen dann als konische Stümpfe, deren Mündung in der Richtung kaudalwärts sieht. Im Ganzen dürfen wir uns die Papillen als die in den Kloakenraum vorgestülpten Endstücke des Eileiters vorstellen. Zwischen ihnen findet man meist eine mediane Schleimhautfalte, die sich an der dorsalen Kloakenwand analwärts weiterhin fortzusetzen pflegt (in unserer Abbildung fehlt sie zufälliger Weise). Die in der Papille liegende Endstrecke des Oviduktes hat jederzeit eine eigene starke Ringmuskulatur, während diese, wie oben erwähnt, ein Stückchen weiter nach vorn für beide Eileiter grösstentheils gemeinschaftlich war. In einer meiner Serien imponirt diese das Schlussstück des Eileiters umfassende Ringmuskellage als ein starker Sphinkter; ob ein solcher wirklich angenommen werden muss, mag dahingestellt bleiben.

Was die beiderseitigen Harnleiter anlangt, so finde ich sie in meinen Serien neben oder ein wenig nach hinten von den Genitalpapillen ausmünden. Die Verhältnisse liegen also hier anders als beim Männchen. Bei diesem haben die Sammelröhren der Niere (Harnleiter) ein gemeinsames weites Endstück, welches die Kloakenwand gleichsam vor sich hertreibt und so die Urogenitalpapille bildet, in ähnlicher Weise, wie dies beim Weibchen für den Ovidukt beschrieben wurde. Die Papille erscheint ferner beim männlichen Geschlecht unter dem Bilde

eines dünnhäutigen Säckchens und ist nicht, wie beim Weibchen, ein massives, stark muskulöses Organ. Der Harnsamenleiter läuft in der Wand der Papille entlang und mündet medial neben der Oeffnung für das gemeinschaftliche Endstück der Sammelröhren. Somit sind beim Männchen die Ausmündungsstellen des Harn- und Geschlechtsapparates auf der Papille vereinigt, während dies beim Weibchen, soweit ich sehe, nicht der Fall ist, da hier der Harnleiter an der Basis der Papille sich öffnet.

Erwähnen möchte ich ferner, dass in den Gewebemassen dorsalwärts und lateralwärts von der Kloake auf der Querschnittshöhe der Genitalpapillen sich Anhäufungen von sympathischen Ganglienzellen finden. Diese imponiren in meinen Serien als Fortsetzungen jenes an Ganglienzellen reichen Plexus, der sich zwischen den Nieren hinzieht. Beim Männchen fand M. Heidenhain bekanntlich an eben jener Stelle ein mächtiges unpaares Ganglion sympathischer Natur (Ganglion dorsale masculinum). Dies ist gewiss ein merkwürdiges Beispiel der geschlechtlichen Differenzirung des Centralnervensystems.

Hinter der Stelle, wo die Harn- und Geschlechtsgänge einmünden, zieht sich das Kloakenrohr noch eine kurze Strecke weit in horizontaler Richtung fort. Alsdann macht das Kloakenrohr ein Knie, indem es sich im Bogen nach abwärts wendet, um den äusseren Kloakenspalt zu erreichen. Ich halte also, wie ich hervorheben will, dafür, dass die anatomische Form der Kloake im Ganzen eine einfache ist und dass ihre Beschreibung als ein im Knie gebogenes Rohr den allgemeinen Sachverhalt richtig darstellt. Dagegen hat A. Stieda eine ziemlich komplicirte Beschreibung der Configuration des Kloakenraumes gegeben, doch kann ich nach meinen Präparaten eine besondere Komplikation der morphologischen Gestaltung — bei den Weibchen — nicht herausfinden. Schreitet man in der Mikroskopie der Serienschnitte von den Genitalpapillen in der Richtung kaudalwärts fort, so erhält man von der Kloake zunächst — allerdings nur auf einer kurzen Strecke — ein rundliches Querschnittsbild; ich sehe hierbei davon ab, dass die Schleimhaut sich zu zahlreichen Längsfalten erhebt, von denen eine vordere und eine hintere Medianfalte grössere Konstanz zu besitzen scheinen. Etwas weiter nach rückwärts wird der Darmtheil wegen seiner Biegung nach der Ventralseite hin auf Querschnittsserien schief durchschnitten und das Lumen erscheint demgemäss stark in der Richtung dorso-ventralwärts in die Länge gezogen (Fig. 9). Dort, wo noch etwas weiter nach rückwärts der Kloakenspalt in den Schnitt fällt, wird man bei querer Segmentirung von dem Binnenraum der Kloake immer den Eindruck haben, als sei derselbe in Form einer von den Kloakenlippen eingefassten Spalte weit in der Richtung kopf-schwanzwärts ausgedehnt. Fertigt man indessen Frontalschnittsserien (paratangential zur Körperoberfläche) an, so erkennt man, dass

die Kloake auch auf ihrer zwischen den Kloakenlippen gelegenen Endstrecke im Allgemeinen noch den Charakter eines Rohrs hat, das indessen im Sinne des äusseren Kloakenspaltes etwas seitlich zusammengepresst ist (Fig. 3). Zieht man den funktionellen Gesichtspunkt heran, so kann man sich leicht klar machen, dass die Kloake auf ihrer ganzen Länge die allgemeine Form eines relativ engen, stark muskulösen Rohrs bewahren muss, denn nur bei dieser einfachen Art der Gestaltung wird die Fortbewegung der durchtretenden Eier in zweckmässiger Weise ermöglicht.

Was das Epithel der Kloake angeht, so giebt A. Stieda fälschlicher Weise an, dass es mehrfach geschichtet sei. Ich gestehe gern, dass es in einem solchen Falle, wie der vorliegende, unter Umständen schwierig sein kann, die einfache Frage zu entscheiden, ob ein mehrschichtiges oder ein einschichtiges Epithel vorliegt. Denn bei starker Kontraktion der umliegenden Muskulatur werden die Epithelzellen in seitlicher Richtung stark an einander gepresst, so dass die Kerne in mehrfachen Lagen über einander liegen und das histologische Bild gestaltet sich daher stellenweise auch in meinen Präparaten durchaus nicht einfach. Indessen kann bei aufmerksamer Betrachtung über das wahre Verhalten kein Zweifel sein. Mehrfach geschichtetes Epithel findet sich ausschliesslich am Kloakenspalt in der Uebergangsregion von der äusseren Haut zur Kloakenwand; dies mag auf den ektodermalen Antheil des Enddarms hingedeutet werden. Weiter nach einwärts und jedenfalls von der Gegend an, wo die eigenthümlichen als Receptacula seminis dienenden tubulösen Anhangsorgane auftreten, findet sich ein einschichtiges Cylinderepithel; dieses enthält reichlich Schleimzellen von der gewöhnlichen Form der Becherzellen. Flimmerung konnte ich beim weiblichen Triton in der Kloake nicht finden, während beim Männchen bekanntlich sogar bestimmt angeordnete Flimmerfelder sich finden. Der Mangel der Flimmerung beim weiblichen Geschlechte mag damit zusammenhängen, dass ja eine solche immer nur nach einer Richtung hin mechanisch wirksam sein kann, während bei der Eiablage einerseits und der Aufnahme der Samenmasse andrerseits die Richtung des Transportes genau die entgegengesetzte sein muss.

A. Stieda beschreibt dann als Bestandtheile des Kloakenepithels ferner noch Gebilde ganz besonderer Art (S. 24):

„Die Unregelmässigkeit in der Anordnung des Kloakenepithels wird sehr wesentlich auch dadurch bedingt, dass sich zwischen die beschriebenen gewöhnlichen Epithelzellen kuglige Gebilde von glasigem Aussehen einlagerten, die einen meist rundlichen, gelegentlich auch abgeplatteten Kern an ihrer unteren Fläche zeigten. Diese Zellen sind den bekannten, von Eilhard Schulze zuerst beschriebenen Becherzellen der Darmwand gleichzustellen. Dieselben fanden sich hie und da sehr

dicht neben einander, nur von wenigen Epithelien von einander getrennt. Meistens lagen sie jedoch in ziemlich weiten Abständen. Diese Gebilde übertreffen die übrigen Epithelien an Grösse und nehmen sogar an den meisten Stellen die ganze Dicke des Epithels ein. Die Mehrzahl dieser Becherzellen birgt ein feinkörniges Gerinnsel in sich. Manche öffnen sich an der freien Oberfläche und lassen ihren Inhalt hervortreten. Es handelt sich hier offenbar um einzellige Schleimdrüsen, wie sie List in dem Kloakenepithel der Plagiostomen beschrieben hat."

Ich habe diese Dinge ebenfalls aufgefunden, da sie sehr auffälliger Natur sind; sie kommen bei den einen Individuen häufiger, bei den anderen seltener vor. Ich finde jedoch, dass sich Stieda in der Deutung ausserordentlich geirrt hat. Sieht man diese Zellen genauer an, so gewahrt man, dass sie mitunter neben dem eigenen Kern und neben allerlei nicht näher zu beschreibenden Massen, die nur als Detritus bezeichnet werden können, auch noch chromatolytische Kernfragmente von verschiedenartigem Aussehen enthalten. Danach kann es nicht mehr zweifelhaft sein, was wir hier vor uns haben: es sind Phagocyten, wie sie so ungemein häufig in den Darmepithelien der Amphibien, besonders beim Frosch, in Massen vorkommen. Unbegreiflich ist mir nur, wie man diese Dinge für Schleimzellen halten kann.

Was die mit der Kloake in der Gegend ihres Knies in Zusammenhang stehenden Receptacula seminis anlangt, so ist es nicht meine Sache, auf diese näher einzugehen. Sie sind von A. Stieda genau beschrieben worden und verweise ich auf die Schilderung dieses Autors. Die am weitesten kopfwärts gelegenen Schläuche trifft man schon in der Nähe der Genitalpapillen und zwar in jener medianen Schleimhautfalte, welche so häufig zwischen den Papillen getroffen wird. Hier sind jedoch die Tubuli noch recht unansehnlich und zeigen keine oder nur wenige Spermatozoen, während die weiter kaudalwärts gelegenen reichliche Mengen solcher enthalten. Die Angabe Stieda's, dass die Tubuli im Allgemeinen die Richtung dorsalwärts oder dorsolateralwärts innehalten, ist völlig zutreffend, ebenso, dass die im Umfang der Kloake mehr ventralwärts entspringenden Schläuche auf ihrer ersten Strecke gerne horizontal oder sogar etwas nach abwärts verlaufen, um dann erst dorsalwärts umzubiegen. Das Epithel der Schläuche ist im Allgemeinen ein niedriges kubisches Pflasterepithel, zeigt aber oft besondere Eigenthümlichkeiten der Gestaltung, die ich nicht näher untersucht habe.

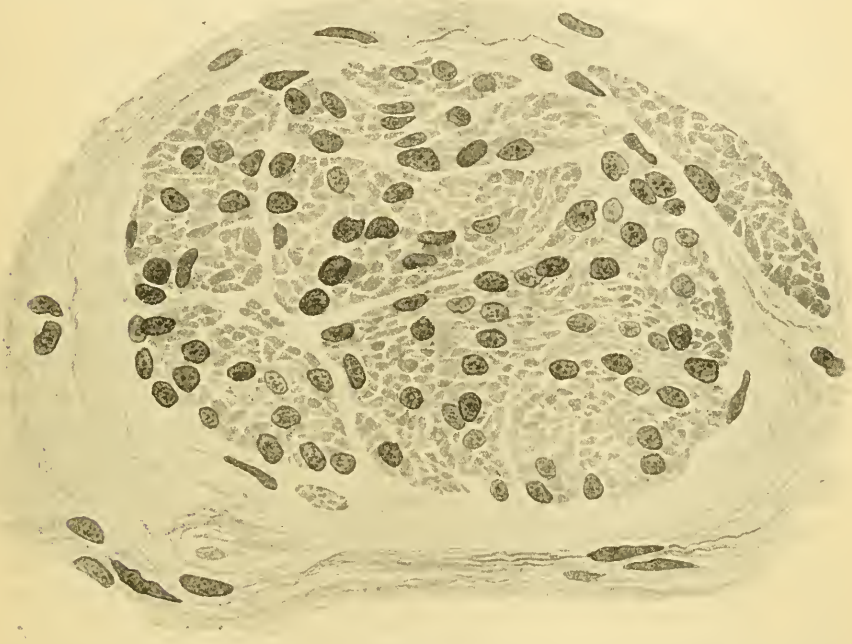
Es darf übrigens als einigermaassen auffallend bezeichnet werden, dass bei den weiblichen Salamandrinen besondere Receptacula seminis vorhanden sind. Denn bei den Männchen der Tritonen findet man häufig die ganze Blase angefüllt von Spermatozoen, so dass diese hier offenbar als Samenbehälter dient oder wenigstens dienen kann(!). Warum dies bei den Weibchen nicht ebenso der Fall ist, bleibt unver-

ständlich; wenigstens habe ich bei den von mir verarbeiteten weiblichen Tritonen in der Blase keine Spermatozoen auffinden können.

Im Umfang der Kloake begegnen wir einem sehr reich entwickelten Muskelapparat, welcher offenbar zwei verschiedene Funktionen haben wird. Einmal tritt er, wie selbstverständlich, in Thätigkeit bei der Fortbewegung der Fäkalmassen und der Eier und zweitens wird er irgendwie bei der Aufnahme, bei der „Inkorporation" der vom Männchen abgelegten Samenmasse wirksam sein. Das Erforderniss dieser doppelten Leistung offenbar hat es zu Wege gebracht, dass der in Rede stehende Muskelapparat ausserordentlich komplicirt ist. Ich habe es nun nicht für meine Aufgabe gehalten, die Anordnung der kontraktilen Elemente bis in alle Einzelheiten hinein zu verfolgen; eine solche Untersuchung würde nur dann von grösserem Interesse sein, wenn es gelänge, zu zeigen, welche Theile des gesammten Apparates speciell dazu bestimmt sind, die Samenmasse entgegen der Bewegungsrichtung der Eier und der Fäkalmassen in die Höhe zu pumpen. Ich beschreibe hier nur die gröberen Verhältnisse der Anordnung der glatten Muskelfasern und bespreche 1. die Muskulatur in der näheren Umgebung der Kloake, 2. die mehr selbstständige Muskulatur der Kloakenlippen.

Wir legen unserer Beschreibung eine Querschnittsserie zu Grunde und gehen von einem Schnitt aus, der recht weit kranialwärts gelegen ist und die Blase zeigt, der also noch nicht die Kloake, wohl aber das Rectum enthält. Hier finden wir am Darmrohr eben nichts anderes als die typische Ring- und Längsmuskulatur. Dem Darm ist ventralwärts die Blase angelagert und diese wiederum steht in direkter geweblicher Verbindung mit der Rumpfwand. So ist in dieser Region, kurz vor der Einmündung der Blase in den Darm, das Cölom in einen rechten und linken Abschnitt gesondert, da ja in der Richtung dorsalwärts das Mesenterium die Scheidung zwischen rechts und links vervollständigt. Ganz oben wird die Leibeshöhle begrenzt von den Nieren; unter ihnen sieht man zu beiden Seiten die Eileiter. Die Eileiter treten nun in ihrem kaudalwärts gerichteten Verlauf allmählich gegen die Medianebene zusammen und lagern sich der dorsalen Darmwand auf. Während dies geschieht, formirt sich ein merkwürdiger glatter Längsmuskel, welcher, genau median und dorsalwärts vom Kloakenrohr gelegen, sich weithin verfolgen lässt (Fig. 1 h M). Diesen hinteren Längsmuskel erwähne ich deswegen ausdrücklich, weil er sehr auffallend ist und von jedem Mikroskopiker, der Querschnittsserien durch diese Körperregion anfertigt, leicht aufgefunden werden wird. Dieser Muskel spaltet sich von der Längsmuskellage des Darmrohrs ab und zwar auf folgende Weise. Vor dem hinteren Zusammentritt der Ovidukte gewahrt man in der Mitte des Schnittes das Mesenterium, welches von der Gegend zwischen den Nieren herabhängt. Es

ist nun die Längsmuskelhaut des Darms in der Dorsomedianlinie gespalten und die rechts und links den ziemlich breiten Spalt begrenzenden freien Ränder der Muskellage sind nach aufwärts in das Mesenterium hinein abgebogen, so dass man dort am Uebergang des Mesenteriums auf den Darm zwei neben einander verlaufende Längsmuskelblätter hat. Wenn nun weiterhin die Ovidukte medianwärts über dem Darm zusammentreten, so lösen sich diese Muskelblätter von ihrem Mutterboden los und treten nach hinten und aufwärts verlaufend auf das Dorsum der gemeinschaftlichen Ringmuskulatur des Endstücks der beiden Ovidukte. Im weiteren Verfolg der Querschnittsserie gewahrt man, wie



Figur 2.
Triton alpestris. Querschnitt des hinteren Längsbündels glatter Muskelfasern bei stärkerer Vergrösserung.

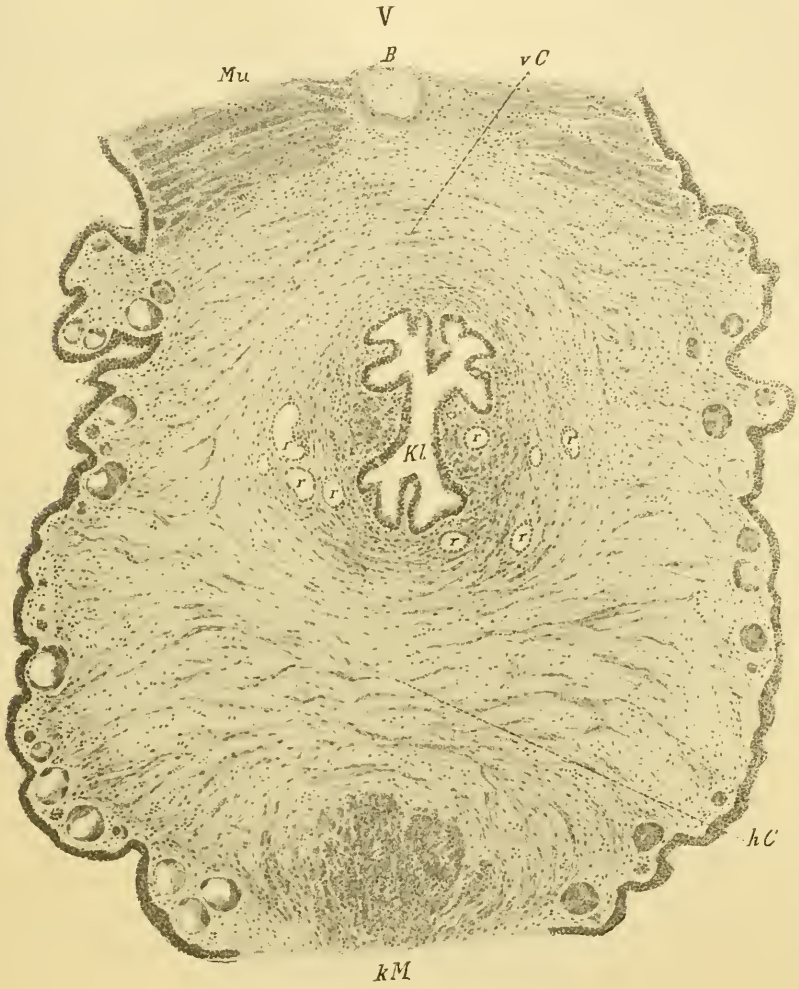
dieses Muskelbündel sich als eine völlig selbstständige Bildung etwa bis auf die Höhe der vorderen Kommissur der Kloakenlippen erhält. Man trifft es immer dicht unter den Nieren auf der einen und über den Ovidukten, bezw. dem Kloakenrohr auf der anderen Seite. Dort, wo das letztere sich in der Richtung gegen den Kloakenspalt nach abwärts krümmt, setzt es sich in gerader Richtung kaudalwärts fort und geht über die Region der Nieren hinaus, um in dem keilförmig von unten her zwischen die beiderseitigen Stammmuskelmassen eintretenden Bindegewebsseptum allmählig sich zu verlieren. Das ganze Fascikel besteht immer aus mehreren gut begrenzten Bündelchen (Fig. 2), die durch

ein geringes interstitielles Bindegewebe von einander getrennt sind. Bei kleineren Tritonen (Taeniatus) ist der Gesammtquerschnitt des Muskels rundlich, bei grösseren Arten (Cristatus) viel umfangreicher und in dorsoventraler Richtung abgeplattet.

Auch abgesehen von der eben geschilderten Besonderheit zeigt die Kloakenmuskulatur gegenüber dem am Darmrohr gewöhnlichen Verhalten mannigfache Abänderungen. Die Längsmuskulatur bildet nur etwa so weit eine geschlossene deutlich zu verfolgende Schicht, als die Leibeshöhle das Darmrohr begleitet. Die kaudale Ausdehnung des Cöloms reicht aber etwa bis auf die Höhe der Genitalpapillen. Hier wird das Kloakenrohr nur noch an seinen lateralen Flächen von dem Peritoneum überzogen (Fig. 1) und direkt unter diesem findet sich eine geschlossene Schicht von Längsmuskelfasern. Noch weiter nach rückwärts aber, sobald die Leibeshöhle verschwunden ist, ändert sich das mikroskopische Bild gänzlich, denn es treten nun auch auf der Aussenseite der längsverlaufenden Muskelbündel Ringmuskelfasern auf, so dass die ersteren nun ganz in Cirkulärfasern eingebettet sind. Die kaudalwärts folgenden Schnitte zeigen dann eine Auseinanderdrängung der Elemente der Längsmuskulatur, welche sich nun schliesslich vollständig verlieren. Somit beherrscht dann die Ringmuskulatur das mikroskopische Bild, allerdings nur eine kurze Strecke weit, denn merkwürdiger Weise wird sie mit dem Eintritt des Kloakenrohrs in die Region der Kloakenlippen schwächer und schwächer, und an ihrer Innenseite treten dann abermals Längsmuskelfasern auf, welche dann ferner nach dem vollständigen Schwund der Cirkulärfasern den ganzen senkrecht absteigenden Endabschnitt der Kloake als ansehnlich entwickelte Schicht begleiten. Dass die der Kloake speciell zugeeignete Ringmuskelschicht auf der Endstrecke fehlt, hat vielleicht darin seinen Grund, dass die Kloakenlippen selber genug Fasern enthalten, welche als Konstriktoren wirken können. Das Erscheinen der Längsmuskelschicht auf der letzten Strecke ist hingegen offenbar eine Besonderheit und muss irgendwie mit der Fähigkeit dieser Geschöpfe, die Samenmasse in den Enddarm hinaufzupumpen, zusammenhängen. Diese Längsmuskeln liegen in nächster Nachbarschaft des Kloakenepithels in einer Region, die als Mucosa bezeichnet werden müsste, wenn es dort überhaupt eine abgrenzbare Schicht gäbe, die als Schleimhaut gedeutet werden könnte.

Die den Kloakenlippen zugehörige Muskulatur zeigt nicht gerade einfache Verhältnisse und ist auch insofern nicht ganz leicht zu untersuchen, als das sichtbare Bild der anatomischen Anordnung in ziemlich weitem Umfang durch den Kontraktionszustand der kontraktilen Faserzellen beeinflusst wird. Es ist hier wiederum ein besonderes, selbstständiges Muskelchen zu erwähnen, dessen Besprechung wir vorweg nehmen wollen; er soll kurzweg als „kaudaler Ver-

tikalmuskel“ bezeichnet werden. Wir treffen ihn in der hinteren Kommissur und zwar steigt er von der Gegend der Hämapophysen her in die Kommissur hinab (Figg. 4 u. 6), doch liegt er nicht mitten in der Masse der Kommissur, sondern ist so weit als möglich kaudal-



Figur 3.

Triton taeniatus. Flachschnitt durch die Basis der Vulva. Kl Kloake, r Querschnitte durch die Receptacula seminis, B Becken, Mu vom Becken her entspringende quergestreifte Muskulatur, vC vordere Kommissur, hC hintere Kommissur, kM kaudaler Vertikalmuskel. Unterhalb der Epidermis gewahrt man die Hautgiftdrüsen. Die Gewebemasse, welche dem Kloakenepithel unmittelbar aufliegt, besteht aus glatten Längsmuskelfasern, welche quer getroffen sind; gleich nach aussen davon gewahrt man eine schwache Ringmuskellage.

wärts gerückt. Daher liegt er oberflächlich, man kann sagen: direkt unter der Epidermis, und begleitet die Mittellinie der hinteren Kommissur entsprechend ihrer kaudalwärts gewandten, schräg geneigten Fläche. Also wäre der Muskel vielleicht als ein Hautmuskel im engeren Sinne zu betrachten. Schneidet man durch einen Flachschnitt die ganze Masse der Vulva herunter (Fig. 3), so trifft man den Muskel ziemlich genau quer und er erscheint dann als ein rundliches Bündel. Einerseits gegen die Wirbelsäule hin habe ich ihn oft bis zu den Hämapophysen verfolgen können, doch war mir dies nicht immer möglich. Andrerseits strahlt er in der Haut aus. Auf Querschnittsserien bekommt man leicht das Bild, als ob der Muskel bei seinem Verlauf in der Richtung ventralwärts sich gabelt, was mir eine Zeitlang darauf hinzudeuten schien, dass der Muskel paarig angelegt ist. Dies mag sein; indessen könnte das Bild der Gabelung auch in zufälliger Weise auf anderem Wege zu Stande kommen, nämlich dann, wenn die glatte Muskulatur der Kloakenlippen beim Absterben des Gewebes sich stark kontrahirt. In diesem Falle bildet sich genau in der Verlaufsrichtung des Muskels auf der äusseren Haut eine mediane, mehr oder weniger tiefe, rinnenförmige Einziehung,[1]) welche auf Schnitten mitunter wie eine Tasche aussehen kann. Es scheint so, als ob der Muskel, welcher ja ganz oberflächlich liegt, auf seiner ventralen Strecke durch diese mediane Einziehung in zwei Theile aus einander gedrängt werden kann, welche zu beiden Seiten der Medianebene zu liegen kommen. Dass ich auf diese Vermuthung gerathen bin, kann nicht Wunders nehmen, denn es ist bekannt, wie hochgradig die Verzerrung der Theile im mikroskopischen Bilde sein kann, wenn Organe, die viel glatte Muskulatur enthalten, in stark kontrahirtem Zustande zur Abtödtung gelangen.

Am stärksten ist die Muskulatur der Kloakenlippen in der vorderen und hinteren Kommissur ausgebildet. Hier trifft man auf massenhafte Querfasern (Fig. 3), welche in der ganzen Höhenausdehnung der Kommissur entwickelt sind. Auf Flachschnitten zeigt sich, dass diese Querfasern die Neigung haben, mit ihren beiderseitigen lateralen Enden von vorn und hinten her in die Kloakenlippen einzubiegen; aus diesem Verhalten geht mit Deutlichkeit hervor, dass die Querfasern der Kommissuren einem Konstriktorensystem zugehören, welches durch viele in den Kloakenlippen längelang verlaufende Fasern ergänzt wird. Diese Längsfasern (welche wegen der ungemein schwachen Vergrösserung an meinen Abbildungen nicht wiedergegeben werden konnten) liegen grösstentheils oberflächlich, nahe der Epidermis, in besonders dichter Schicht, und zwar erstrecken sie sich durch die ganze

[1]) Diese ist in Figg. 4, 6 und 7 tangential, bezw. etwas schief durchschnitten.

Höhenausdehnung der Lippen, ventralwärts bis in die Nähe des Kloakenspaltes.

Nachdem wir in der Beschreibung der ganzen Region, mit der wir es zu thun haben, so weit gekommen sind, ist es leicht klar zu legen, wo sich **die rudimentäre Bauchdrüse des Weibchens** befindet.

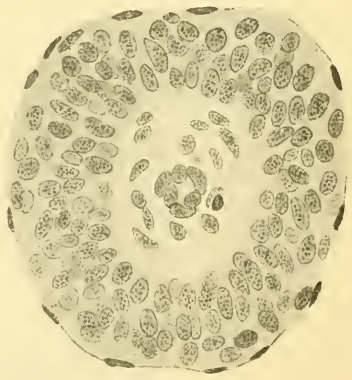
Wie schon früher erwähnt, sind die ventralen Flächen der Kloakenlippen und der Kommissuren im ganzen Umfange von kurzen Papillen bedeckt, welche allen Untersuchern seit RATHKE bekannt sind. Diese Papillen bilden bei den grösseren Tritonenarten kurze, gedrungene Höcker, bei den kleineren Species werden sie im Verhältniss zur Breite spitziger gefunden. Sie gehören dem System der äusseren Haut an und ihr bindegewebiger Grundstock wird somit von dem vielschichtigen Pflasterepithel der Epidermis überzogen. Diese Papillen bedecken an der hinteren Kommissur auch deren kaudalwärts gewandte, schräg abgedachte Endfläche, welche sich gegen die Unterseite des Schwanzes hin ziemlich scharf abgrenzt, mitunter sogar durch eine Querfurche, sobald nämlich die Muskulatur der Vulva sich etwas stärker kontra-

4 Figur.

Triton helveticus. Querschnitt am kaudalen Ende der hinteren Kommissur. P. Integumentalpapillen, enthaltend die Schläuche des Bauchdrüsenrudimentes; Gdr Giftdrüsen der Haut; kM kaudaler Vertikalmuskel; Mu Stammmuskulatur.

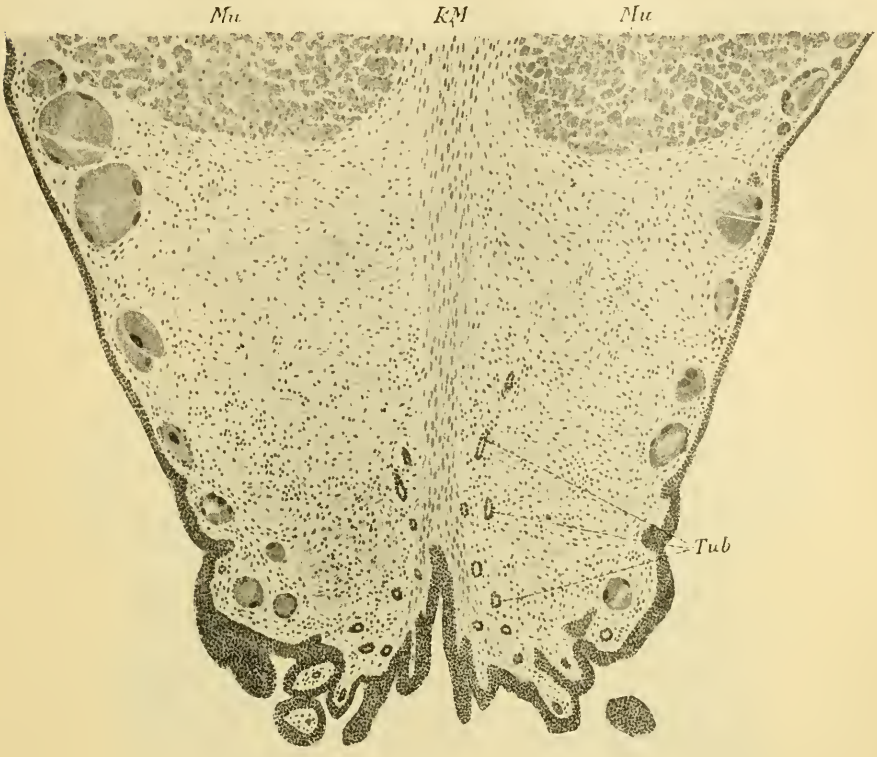
hirt. Nähern wir uns in einer Querschnittsserie von der Schwanzseite her der hinteren Kommissur, so fallen zunächst die Papillen in den Schnitt (Fig. 4 P). Diese werden Anfangs nahezu quer getroffen, da sie entsprechend der steilen Aufrichtung der kaudalen Begrenzungsfläche der hinteren Kommissur horizontal oder nahezu horizontal nach rückwärts schauen.

Auf der Spitze dieser Papillen nun entspringen die Tubuli der Bauchdrüse von der Epidermis her, so dass die ektodermale Natur des Organs keinem Zweifel unterliegt. Ich habe in der Epidermis selbst, wie auch M. Heidenhain, keinerlei Poren entdecken können, welche zu diesen Schläuchen als Ausmündungsstellen gerechnet werden müssten; so können sie mit Sicherheit als beiderseits blind geendigt angesehen werden. Ueber allen anderen (funktionirenden) Hautdrüsen findet man ja einen die Epidermis perforirenden Kanal, welcher von röhrenartig zusammengebogenen flachen Zellen ausgekleidet wird; hier ist aber davon nichts zu sehen. Da die Drüse im Uebrigen ja stark variirt, so halte ich es aber nicht für ausgeschlossen, dass nicht in Zukunft in vereinzelten Fällen wahre Ausführungsgänge getroffen werden, vielleicht bei ausländischen Species, deren es ja so viele giebt. — Die Epithelzellen der Schläuche gehen in die unterste Lage der Epidermiszellen über und sitzen somit an der Epidermis fest. Innerhalb der Papillen liegen die Tubuli ventral (Fig. 5) und das umgebende Bindegewebe ordnet sich zu ihnen koncentrisch. Sie sind jeweils an ihrem Beginn sehr schmal und unansehnlich, können auch leicht im mikroskopischen Bilde mit den Schaltstücken der Hautgiftdrüsen verwechselt werden. Diejenigen Papillen, welche an der Basis der hinteren Kommissur befindlich sind, fallen zuerst in den Schnitt, da sie am meisten nach rückwärts gelegen sind. Verfolgt man darauf eine einzelne Papille in der Querschnittsserie nach vorn, so sieht man an ihrem Grunde den Schlauch in das Gewebe der hinteren Kommissur eintreten. Mittlerer Weile fällt eine immer grössere Anzahl der mehr kranialwärts gelegenen Papillen ebenfalls in den Schnitt und die Gesammtzahl der auf einmal sichtbaren Schläuche nimmt erheblich zu. Haben wir dann in der Serie immer weiter nach vorn fortschreitend sämmtliche von der kaudalen Fläche der hinteren Kommissur sich erhebende Papillen passirt (Fig. 6), so haben wir jedenfalls auch den grössten



Figur 5.
Triton helveticus. Querschnitt durch eine Integumentalpapille, deren Inneres einen Bauchdrüsentubulus enthält.

Theil aller überhaupt vorhandenen Drüsenschläuche bereits im mikroskopischen Bilde, denn die noch weiter kopfwärts auf der Ventralfläche der Kommissur stehenden Papillen liefern keine Schläuche mehr.



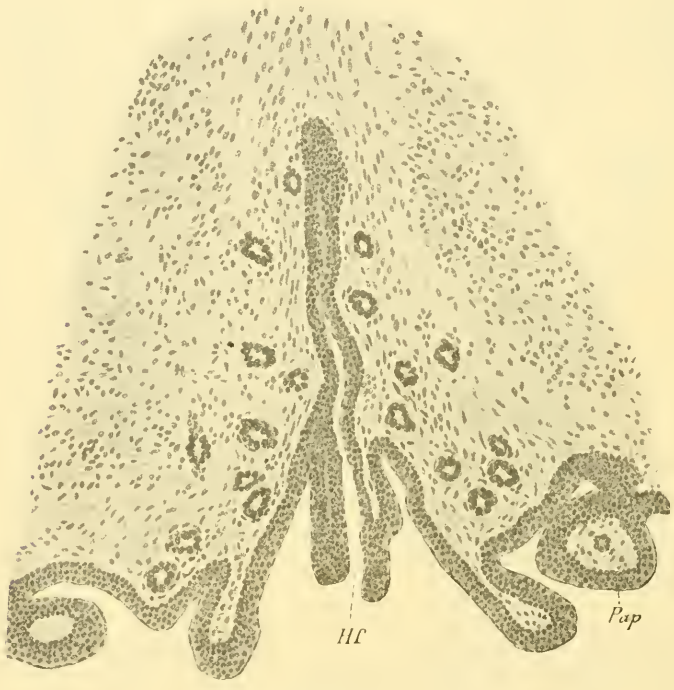
Figur 6.

Triton helveticus. Querschnitt durch die hintere Kommissur nahe ihrem kaudalen Ende. Mu quergestreifte Stammmuskulatur; kM kaudaler Vertikalmuskel; Tub Tubuli der Bauchdrüse, jederseits 10 Stück, der oberste Schlauch rechterseits ist zwei Mal angeschnitten.

Nach ihrem Eintritt in das Gewebe der Kommissur (Fig. 6) halten die Schläuche eine dorsoanteriore Richtung inne; zugleich zeigen sie, aber nur eine kurze Strecke weit, eine Tendenz medianwärts zu ziehen. Sie können an dieser Stelle, an ihrem Beginn, den kaudalen Vertikalmuskel durchsetzen. Nehmen wir den Fall an, dass wir auf einem bestimmten Schnitt bereits 20 Schläuche im Ganzen getroffen hätten, so werden wir jederseits 10 zählen und zwar in ganz symmetrischer Gruppirung. Diejenigen Schläuche, welche am meisten kaudalwärts entsprangen, die wir mithin schon über eine grössere Anzahl von Schnitten hin nach vorn verfolgt haben, liegen am meisten dorsal und auch am meisten median; die anderen, wie sie der Reihe nach von den mehr kopfwärts gelegenen Papillen herkommend in der Serie zum

Vorschein kamen, liegen jeweils etwas mehr ventral und lateral. So sind die Querschnittsbilder der Tubuli entsprechend zwei sich dorsomedianwärts schneidenden Linien angeordnet, die mithin etwa eine Λ-Figur bilden (Fig. 7); dies ist ein recht charakteristisches Bild.

Im weiteren Verfolg der Querschnittsserie zeigt sich, dass die Schläuche ihre Richtung nach vorn und aufwärts im Allgemeinen beibehalten, jedoch biegen sie gleicherzeit lateralwärts aus, manchmal unter ziemlich scharfer Knickung. Viele Schläuche kommen aber



Figur 7.

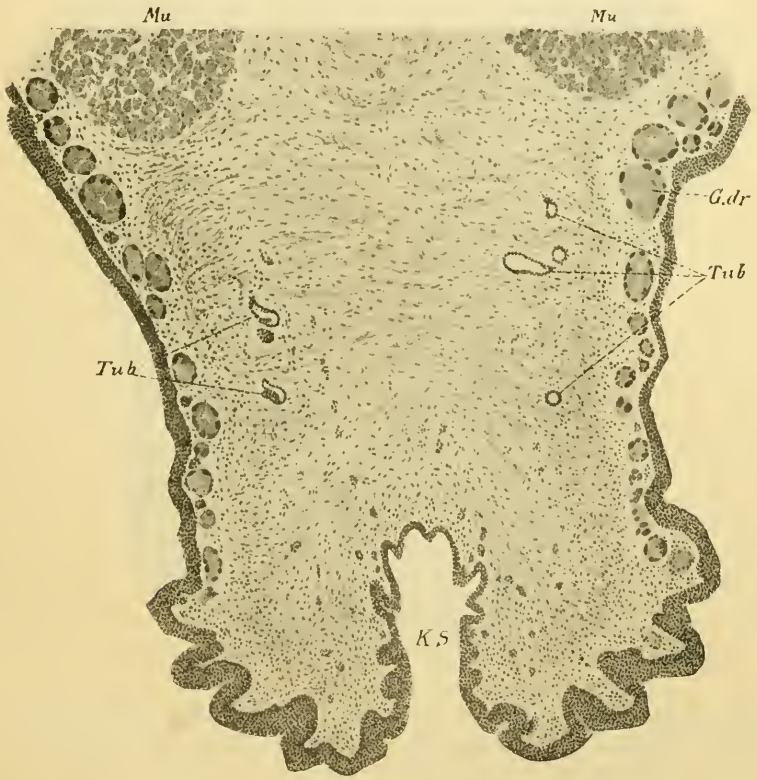
Triton helveticus. Schnitt aus derselben Gegend, wie bei der vorhergehenden Figur, etwas stärkere Vergrösserung. Hf eine median gelegene Hautfalte, welche auf der kaudal gelegenen Fläche der hinteren Kommissur entlang läuft und tangential angeschnitten wurde. Pap eine schlauchführende Integumentalpapille, welche nahe ihrer Basis quer getroffen ist. Jederseits sind 10 Bauchdrüsenschläuche sichtbar.

überhaupt nicht mehr dazu, diese Biegung in lateralem Sinne mitzumachen, denn sie endigen schon vorher. Es trifft sich häufig, dass die Schläuche überhaupt nur kurze Stummel sind und bedeutende Grösse ist ihnen nur in seltenen Fällen zu eigen. Bei verschiedenen Individuen der nämlichen Species findet man beträchtliche Verschiedenheiten in der durchschnittlichen Länge der Schläuche und selbst bei ein und demselben Geschöpf sind sie gewöhnlicher Weise nicht

alle gleich lang. Immer aber ist das Verhalten auf beiden Körperseiten symmetrisch, so dass, wenn wir z. B. rechter- und linkerseits mehrere sehr lange Schläuche haben, diese sich in ihrem Verlauf und in ihren Biegungen fast völlig entsprechen.

Wir nehmen nun eben den Fall an, dass ein paar recht lange Tubuli vorhanden sind, dann sehen wir sie nach der erwähnten lateralen Ausbiegung immer weiter dorsalwärts und nach vorn (kranialwärts) verlaufen. Hierbei treten sie in die Region der Kloakenlippen ein (Fig. 8) und steigen oft unter starken Schlängelungen schliesslich so weit in die Höhe, dass sie sich der Ventralfläche der beiderseits unter der Wirbelsäule gelegenen quergestreiften Muskelmasse des Körperstammes anlegen. Ueber diesen Punkt äussert sich M. Heidenhain wie folgt (l. c. S. 30):

„Die Lagerung an der letzteren Lokalität ist ausserordentlich

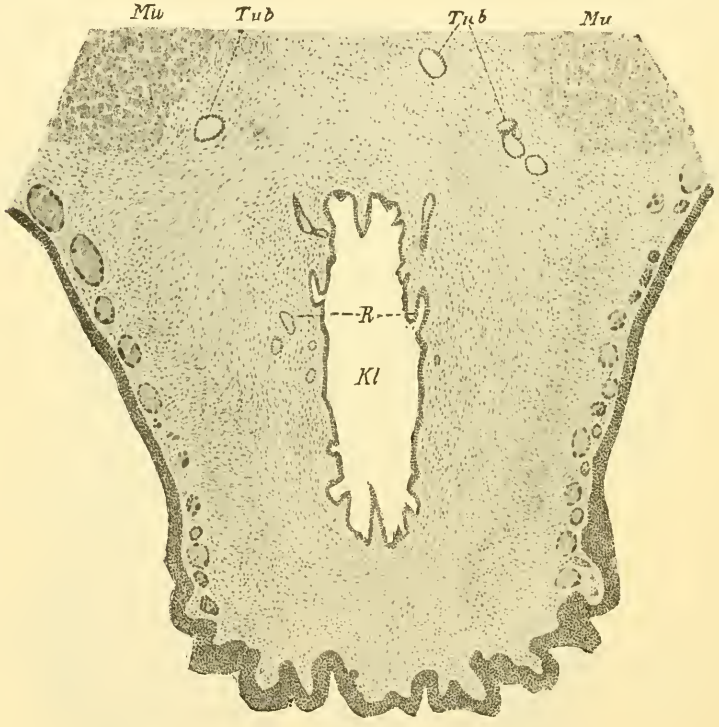


Figur 8.

Triton alpestris. Querschnitt durch das hintere Ende des Kloakenspaltes. KS Kloakenspalt; Mu Stammmuskulatur; Tub. Tubuli der Bauchdrüse; Gdr Hautgiftdrüsen. Man sieht hier noch das Querfasersystem der hinteren Kommissur. Die dunkler gehaltene Schicht unterhalb der Giftdrüsen entspricht vorwiegend der in den Kloakenlippen enthaltenen Cirkulärmuskulatur.

auffallend, da für ein solches Verhalten, wie es wenigstens scheint, gar keine weitere Nöthigung existirt; die Sachlage wird erst verständlich, wenn man in Rechnung zieht, dass bei den Männchen die Bauchdrüsentubuli, wenn man die korrespondirenden Stellen aufsucht, von derselben quergestreiften Muskulatur unmittelbar überlagert gefunden werden. Die Anlehnung an letztere bleibt also bei den Weibchen erhalten, obwohl hier Platz genug zu einer anderweitigen Entfaltung der Tubuli vorhanden wäre."

Die Tubuli laufen nun in der besprochenen Lage fortdauernd in der Richtung kranialwärts weiter und nähern sich hierbei wiederum beträchtlich der Medianebene. Zu gleicher Zeit steigen sie auch noch etwas gegen die Wirbelsäule hin auf. Diese Abweichung der kranialen



Figur 9.

Triton alpestris. Querschnitt durch die vordere Kommissur. Kl Kloake. R Receptacula seminis. Tub Tubuli der Bauchdrüse. Mu Stammmuskulatur. Das knieförmig gekrümmte Stück der Kloake ist schief getroffen.

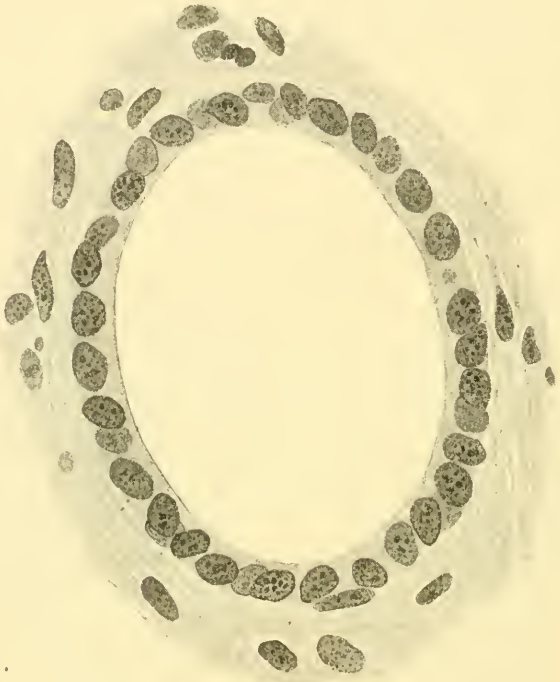
Enden langer Schläuche in der Richtung dorsomedianwärts findet etwa auf der Höhe der vorderen Kommissur statt (Fig. 9). Dies ist dadurch ermöglicht, dass die Schlauchenden in jene breit entwickelte Bindegewebsmasse eintreten, welche an dieser Stelle sich wie ein Keil in die beiderseitige Stammmuskulatur eindrängt. In diese Bindegewebs-

masse kommt auch die nach abwärts gerichtete Kurve des Kloakenrohrs wenigstens mit ihrem dorsalen Theile zu liegen und an eben diesem Orte sind auch die Receptacula seminis zu finden. Es hält an dieser Stelle schwer, die Durchschnittsbilder der Bauchdrüsentubuli von denen der Receptacula zu unterscheiden; denn beiderlei Sorten von Röhren zeigen an ihrer epithelialen Wand nichts besonders Charakteristisches. Auch das Vorhandensein oder Fehlen von Spermatozoen kann nicht als Unterscheidungsmittel herangezogen werden, da auch manche Receptacula nur wenige oder keine Spermatozoen enthalten. Es ist daher durchaus nöthig, die Bauchdrüsenschläuche von Querschnitt zu Querschnitt in der Serie nach vorn zu verfolgen. Auch die blinden Endstücke der Schläuche können noch starke Schlängelungen zeigen; sie reichen in günstigen Fällen bis auf die Querschnittshöhe der Urogenitalpapillen, wo man sie in den Bindegewebsmassen neben der Kloake vorfindet.

Es ist im Vorstehenden schon mehrfach von der ungemeinen Variabilität des Bauchdrüsenrudimentes die Rede gewesen; ich komme nun auf einen hierher gehörigen Punkt im Besonderen zurück und dieser betrifft die Gesammtzahl der jedesmal vorhandenen Schläuche. Dass sie in selteneren Fällen gänzlich fehlen können, wurde bereits gelegentlich erwähnt; schon M. Heidenhain hat solche Fälle aufgefunden (Tr. alpestris und cristatus), desgl. zur Mühlen (Tr. taeniatus) und mir selbst ist ein Individuum von Tr. cristatus aufgestossen, dem die Schläuche fehlten. Heidenhain fand nach genauer Zählung bei Triton alpestris in 2 Fällen jederseits 3, bezw. 5 Schläuche, bei einem Individuum von Tr. cristatus jederseits 3 Schläuche, bei Tr. helveticus ebenso das eine Mal 12, das andere Mal 16, bei Tr. taeniatus desgl. 8 Schläuche. Ich für meine Person habe bei mehreren Individuen von Tr. taeniatus Zählungen versucht und fand in einem Fall jederseits 13 Tubuli; es scheinen jedoch gewöhnlich nicht mehr wie 7 bis 8 vorhanden zu sein. Durchschnittlich ist ihre Zahl jedesfalls am geringsten bei Tr. cristatus; hier werden für gewöhnlich nur 3 bis 4 vorkommen. Diese sehr wechselnden Zahlenverhältnisse zeigen mit grosser Deutlichkeit, dass wir hier in der That ein rudimentäres Organ vor uns haben, welches von keinerlei Bedeutung für den Organismus des weiblichen Körpers ist.

Die Schläuche zeigen in ihrem Bau nicht viel Charakteristisches. Beim Weibchen sind sie nicht verzweigt, während beim Männchen Verzweigungen vorkommen. Ein Lumen scheint fast immer vorhanden zu sein. Heidenhain erwähnt allerdings, dass er dasselbe mitunter völlig verstrichen fand, so dass an Stelle eines wahren Tubulus nur ein Faden epithelialer Zellen vorhanden war. Oft jedoch ist das Lumen sehr weit (Fig. 10), so dass der Schlauch unter dem Bilde eines dünnhäutigen Kanals erscheint; solche Bilder findet man nament-

lich bei den grösseren Tritonenarten (Tr. alpestris, cristatus). Man kann nicht annehmen, dass im Leben von den Zellen der Schlauchwand her ein besonderes Sekret geliefert werde, denn dasselbe könnte keinen Abfluss haben; die Präparate zeigen aber im Drüsenlumen



Figur 10.
Triton cristatus. Querschnitt eines Bauchdrüsentubulus bei etwas stärkerer Vergrösserung. Das Lumen ist hier auffallend weit.

häufig gerinnselartige Bildungen, die bei der Fixation aus der in den Schläuchen enthaltenen Flüssigkeit niedergeschlagen wurden.

Die zellige Auskleidung der Wand wird durch ein einschichtiges, kubisches Pflasterepithel oder durch ein niedriges Cylinderepithel gebildet. Die Zellen enthalten einen rundlichen, relativ grossen, bläschenförmigen Kern, der ein schönes Kernnetz zeigt. Mitunter fand ich, wohl bei wachsenden Thieren, in diesem Epithel Mitosen. Bei den Männchen kommen in der Bauchdrüse zweierlei Formen von Drüsenschläuchen vor. Die eine Form, die immer nur in geringer Zahl vertreten ist, zeigt eine kontinuirliche Lage glatter Ringmuskelzellen, welche das Epithel direkt überlagern; die andere Form entbehrt der glatten Muskulatur, so viel wir wissen, vollständig. Hier beim Weibchen habe ich mich nicht von der Anwesenheit glatter Muskelzellen, die um den Schlauch herumgerollt wären, überzeugen können. Dagegen findet man eine binde-

gewebige Tunica propria, deren Anwesenheit sich vornehmlich dadurch andeutet, dass dem Epithel von aussen her platt gedrückte Bindegewebskerne flach aufgelagert sind.

Ich will nun, der Beschreibung HEIDENHAIN's folgend, noch eine kurze Darstellung der **Verhältnisse der männlichen Bauchdrüse** geben, damit die Uebereinstimmung zwischen beiden Geschlechtern klar werde.

Untersucht man die Gegend des äusseren Kloakenspaltes beim Männchen, so hat es den Anschein, als ob die stark gewulsteten Kloakenlippen nur vorn (kranialwärts) durch eine Querkommissur verbunden sind. Die hintere Kommissur scheint zu fehlen. Der Kloakenspalt ist somit in der Richtung kaudalwärts über jene Stelle hinaus verlängert, wo die hintere Kommissur befindlich sein müsste. Diese ist nun in Wahrheit bloss für den Anblick von aussen her dem Auge entzogen, und zwar dadurch, dass sie in die Tiefe versenkt ist und von den beiden Seiten her durch zwei in der Mittellinie zusammentretende symmetrische Hautfalten überdeckt wird. Die medialen Ränder dieser Hautfalten liegen genau in der Verlängerung der freien Ränder der Kloakenlippen und gehen in diese ohne Marke über; mithin verlängern sie die Lippen in der Richtung kaudalwärts, ebenso wie der Kloakenspalt von vornher kommend sich kontinuirlich zwischen jenen beiden Hautfalten kaudalwärts fortsetzt, wobei er über die Stelle, an welcher in der Tiefe die hintere Kommissur befindlich ist, hinweg zieht. Eine ganz ähnliche Anordnung hat ZUR MÜHLEN auch beim Axolotl und zwar bei beiden Geschlechtern aufgefunden.

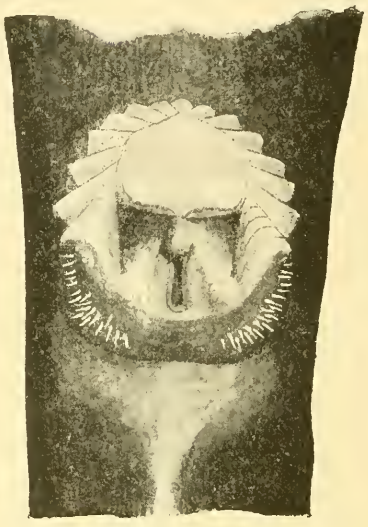
Man kann nun die hintere Kommissur zum Vorschein bringen, wenn man an den Kloakenlippen in der Richtung lateralwärts einen starken Zug ausübt und sie nach aussen hin umkrempelt. Da man hierbei gleicherzeit jene die hintere Kommissur überdeckenden Hautfalten zum Verstreichen bringt, so wird erstere durch eine solche Manipulation völlig freigelegt, ja sie tritt sogar in sehr viel stärkerem Grade, als dem normalen Zustande entspricht, hervor, da nämlich das dorsale Dach der Kloake in Folge der ausgeübten Zugwirkung um ein Bedeutendes herabtritt. Ein Bild, das einer solchen gewaltsamen Präparation entspricht, sieht man in Fig. 11.

Man bemerkt hier auf der Innenfläche der Kloakenlippen eine Reihe von Falten, welche auf einen weit vorn gelegenen Punkt hin konvergiren. Ferner bemerkt man die Platte des sogenannten Penis und etwas weiter kaudalwärts davon in der Mittellinie eine Rinne, welche unterhalb einer wohl durch die Art der Präparation zu Stande gekommenen Warze direkt in das Kloakenrohr übergeht. Die hintere Kommissur ist leicht kenntlich und man sieht nun, dass auf ihrer kaudalwärts gewandten Fläche eine Reihe von fadenförmigen Papillen stehen (welche in der Zeichnung weiss gehalten wurden), und diese

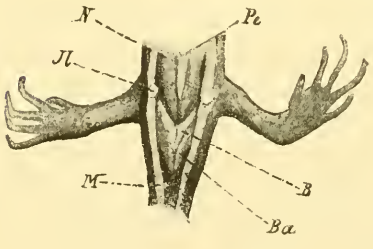
sind es nun, auf deren Spitze die Tubuli der männlichen Bauchdrüse ansmünden. Normalerweise werden sie, etwa 20 an der Zahl, in der Tiefe einer seitlichen Epidermiseinfalzung gefunden, welche zwischen der Kommissur auf der einen und der sie bedeckenden Hautfalte auf der anderen Seite gelegen ist.

Wie beim Weibchen, so werden auch hier die Papillen von Epidermis überzogen; dass die Bauchdrüse des Männchens mithin dem Ursprunge nach eine dem System der äusseren Hautbedeckungen zugehörige Drüse ist, kann somit keinem Zweifel unterliegen. Wäre ein solcher gerechtfertigt, so würde eine Vergleichung mit den Verhältnissen des Weibchens die Entscheidung herbeiführen.

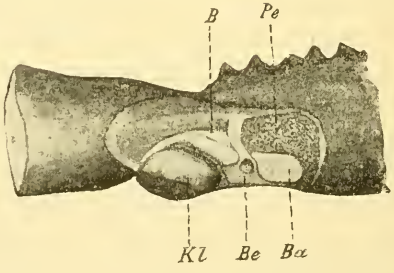
Man kann nun die Bauchdrüse von der Seite her freipräpariren, um einen Einblick in die in Frage kommenden topographischen Verhältnisse zu gewinnen. Ein solches Präparat sieht man in Fig. 13. Hier ist die Haut und die Muskulatur so weit fortgenommen, dass Becken, Peritoneum und Wirbelsäule freiliegen. Man bemerkt bei Kl den kugligen Körper der Kloakendrüse, welcher den aufgewulsteten



Figur 11.
Triton cristatus, Männchen. Innere Ansicht der Kloake etwa 4mal vergrössert nach M. Heidenhain.



Figur 12.
Triton cristatus, Männchen. Dorsale Ansicht der Becken und Bauchdrüse nach M. Heidenhain. N Niere; Pe Peritoneum; M Muskulatur; Il Ileum; B Beckendrüse; Ba Bauchdrüse.



Figur 13.
Triton cristatus, Männchen. Ansicht der Becken-, Bauch- und Kloakendrüse von der Seite her nach M. Heidenhain. Pe Peritoneum; Be Beckenring; B Beckendrüse; Ba Bauchdrüse; Kl Klokendraüse.

Kloakenlippen zu Grunde liegt; bei Be sieht man das Becken und darunter wegziehend bei Ba die Bauchdrüse, welche in ganzer Länge freigelegt ist. Mehr medialwärts (B) sieht man ein Stückchen der Beckendrüse hervorragen.

Die Bauchdrüse (Glandula abdominalis) beginnt kaudalwärts schmal in der Gegend über der hinteren Kommissur, dort wo ihre Ausmündungsstellen gefunden werden. Dann wendet sie sich wie beim Weibchen vorwärts aufwärts und bald auch etwas seitwärts. Sie gelangt in eine stark dorsale Lage, senkt sich aber gegen den Beckenring hin wieder nach der Bauchseite und liegt schliesslich kopfwärts vom Becken zwischen der ventralen Bauchmuskulatur und dem Peritoneum. Die Lage der Drüse entspricht also im Allgemeinen ganz der Lagerung jener rudimentären Drüse beim Weibchen, nur dass dieser das nach dem Abdomen hin gelegene stark aufgeschwollene Stück fehlt. Zur Ergänzung mag Fig. 12 dienen. Das Thier liegt hier auf dem Bauch und es ist die Wirbelsäule sammt den anhängenden Muskelmassen heruntergepräparirt worden. Man sieht demzufolge kopfwärts die Nieren (N und dazwischen ein Stückchen Peritoneum Pe); schwanzwärts dagegen gewahrt man hinter einander die Becken- und Bauchdrüse (B und Ba). Die letzteren beiden Drüsen sind nur zum kleinsten Theile sichtbar, da sie auf ihrem kranialwärts gerichteten Verlauf in der Gegend des Beckenrings (Il = Ileum) in der Tiefe verschwinden. Es ist aus dieser Figur ersichtlich, dass die Bauchdrüsentubuli bald im Anfang etwas seitlich ausweichen, wie dies auch für das Weibchen gefunden werden konnte.

Aus diesen wenigen Angaben ist wohl schon zur Genüge die Homologie der beiden in Frage stehenden Organe beim Männchen und Weibchen ersichtlich. Bezüglich weiterer Details verweise ich auf M. Heidenhain, welcher die Lagerung der männlichen Bauchdrüse auf Schnittserien verfolgt und eingehend beschrieben hat.

Es ist nicht anzunehmen, dass das Bauchdrüsenrudiment beim Weibchen jemals in Funktion gestanden hat. Man wäre in Verlegenheit, wenn man sagen sollte, zu welchem physiologischen Zwecke beim Weibchen eine derartige Drüse gedient haben könnte. Dass sie beim weiblichen Geschlecht dennoch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vorhanden ist, kann seinen Grund nur darin haben, dass während der Entwickelung dieser Geschöpfe die Theile des Körpers in einer festen Korrelation stehen: man würde somit sich etwa vorstellen können, dass auf Grund einer solchen Korrelation bei beiden Geschlechtern ursprünglich eine Tendenz zur Entwicklung völlig übereinstimmender Organe vorhanden ist, während die geschlechtliche

Differenzirung erst als eine relativ spät auftretende sekundäre Abänderung des Entwicklungsmechanismus zu betrachten wäre. So könnte beim Weibchen ein Organ angelegt und bis zu gewissem Grade ausgebildet werden, das eigentlich nur dem anderen Geschlecht eigenthümlich ist und nur bei diesem in Funktion tritt. Dass derartige Organrudimente im Bereich des Urogenitalsystems der Säuger und auch des Menschen weit verbreitet sind, daran mag hier schliesslich noch erinnert werden.

Die Arterien der Nerven

von

Kurt Bartholdy.
(Aus dem anat. Institut zu Strassburg i. E.).

Hierzu Tafel VI—XV.

Vorwort.

Die vorliegende Abhandlung stellt im Wesentlichen die Arbeit dar, mit welcher der Verfasser die von der medicinischen Fakultät der Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg für das Jahr 1895/96 gestellte Preisaufgabe löste. Die Untersuchungen sind am hiesigen anatomischen Institute ausgeführt, wobei als Material Leichen mit gewöhnlicher Injektion, wie sie für die Präparirübungen in Gebrauch sind, verwendet wurden. Die Abbildungen sind nach eigenen Präparaten in natürlicher Grösse gezeichnet mit Ausnahme der Figuren 13, 14, 27, 28, 42, 43, 46, 50, 51, welche auf $^2/_3$ der natürlichen Grösse reducirt sind. Die genauere Figurenbeschreibung ist im II. Theil der Abhandlung an den entsprechenden Stellen gegeben; für die allgemeine Uebersicht genügen wohl die den Figuren beigesetzten Namen. Die beiden Tabellen sollen dazu dienen, eine schnellere Orientirung auf dem Gebiete der Nervenarterien zu ermöglichen. Die Benennungen in Text und Abbildung sind nach der neuen Nomenklatur der anatomischen Gesellschaft gewählt.

Herrn Professor Schwalbe, welcher mir in liebenswürdigster Weise Raum und Material in seinem Institute zur Verfügung gestellt und die Arbeit durch gütiges Interesse gefördert hat, möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. In gleicher Weise fühle ich mich Herrn Professor Pfitzner für sein freundliches Entgegenkommen während der Abwesenheit des Herrn Professor Schwalbe zu Dank verpflichtet.

I. Theil.

Allgemeine Beschreibung der Arterien der Nerven.

Definition. Auf die Definition des Begriffes der Nervenarterien muss ich einen besonderen Werth legen, da die einzige bisher vorliegende Abhandlung mit gleichem Titel wie diese, die von Quénu und Lejars (2), eine solche nicht giebt und ein einheitliches Princip in der Auffassung des Objektes des Themas nicht durchgeführt hat, indem der Begriff Nervenarterie bald weiter, bald enger gefasst ist, wodurch sowohl in der allgemeinen wie in der speciellen Beschreibung erhebliche Unterschiede zwischen Angaben der genannten Autoren und meinen Angaben bedingt sind. Quénu und Lejars bezeichnen als Nervenarterie einmal nur den Arterienast, der einzig und allein für den Nerven bestimmt ist, ein andermal aber auch den vor der Abgangsstelle eines solchen Gefässes liegenden Theil der Mutterarterie, indem die Aeste, welche von derselben zu anderen Organen wie Muskeln etc. verlaufen, unberücksichtigt gelassen werden, selbst wenn sie an Kaliber bedeutend stärker sind als jenes. In all' solchen Fällen darf man doch wohl das kleinere Gefäss nur als einen Ast des grösseren bezeichnen. Ein Vergleich der Abbildungen im citirten Werke, besonders der Figur 4 (Artères du nerf crural), mit den natürlichen Verhältnissen sind wohl geeignet, das Unzulängliche einer derartigen Darstellung zu veranschaulichen. In der vorliegenden Arbeit ist die Beschreibung nach folgendem Grundsatze, mit dem ich zugleich die Definition des Begriffes der Nervenarterie zu geben suche, durchgeführt: Unter Nervenarterien verstehen wir diejenigen Gefässe, welche entweder ausschliesslich dazu bestimmt sind, den Nerven Blut zuzuführen, oder neben dieser Funktion nur noch Nebenfunktionen zu erfüllen haben, so dass die Ernährung der Nerven als der Hauptzweck dieser Gefässe erscheint.

Zahl. Das gesammte System der Cerebrospinalnerven und der Grenzstrang des sympathischen Nervensystems, sowohl die eigentlichen Nervenstränge wie die Ganglien, sind reich mit Arterien versorgt. Die mikroskopische Untersuchung hat in den Nerven überall das Vorhandensein arterieller Bahnen in grosser Zahl nachgewiesen. In gleicher Weise lässt die makroskopische Beobachtung zahlreiche für die Ernährung der Nerven bestimmte Gefässe erkennen. Jeder Nerv erhält auf einer kürzeren oder längeren Strecke seines Verlaufes nutritive Gefässe. Ranvier sagt mit Recht: „Les vaisseaux artériels et veineux, qui ont des origines très nombreux sur tout le trajet des nerfs . . . . “, während Cruveilhier behauptet: „Les cordons d'un certain volume reçoivent des vaisseaux sanguins en petit nombre . . .“

Die Zahl der auf bestimmte Nervenabschnitte entfallenden Ernährungsarterien ist eine sehr schwankende. Bisweilen findet man eine Nervenstrecke reich mit Arterien versorgt; sucht man die gleiche Stelle bei einem anderen Individuum auf, so findet man vielleicht nur ein oder gar kein nutritives Gefäss. Bei oberflächlich liegenden Nerven ist das recht häufig, findet sich aber ebenso bei tiefer gelegenen Nerven (T. VIII 38, 40). Auch lässt sich keineswegs behaupten, dass wenn in einem Falle eine bestimmte Nervenstrecke besonders viel Arterien enthält, in einem anderen Falle bei verminderter Zahl der Ernährungsgefässe das Kaliber derselben etwa zum Ausgleiche weiter sei (T. VII 23, 24). Die beiden Faktoren, Zahl und Kaliber der Gefässe, ergänzen sich keineswegs, um quantitativ gleiche Verhältnisse in der Nahrungszufuhr zu entsprechenden Nervenstrecken herzustellen.

Hat nun die Stärke der Nerven einen auf die Zahl der nutritiven Arterien bestimmenden Einfluss, so dass stärkere Nerven auch mehr Arterien erhalten? Diese Frage ist entschieden zu verneinen. Stämme, wie die des N. ischiadicus oder des N. medianus oder auch die vereinigten Nerven in den Plexus, zeigen auf gleich langen Strecken, ihrer Masse entsprechend, nicht mehr Arterien wie z. B. die bedeutend schwächeren Hautnerven (T. VII 29. T. VIII 30. T. IX 89, 90). Für die gangliösen Anschwellungen der Nerven gilt dieser Satz nicht (T. VI 16—21. T. IX 51—56. T. XV 125). „Les vaisseaux des ganglions sont bien plus nombreux que ceux des cordons nerveux“ (Cruveilhier). Dagegen lässt sich behaupten, dass die Zahl der Nervenarterien steigt mit der Zahl der in der Umgebung des Nerven verlaufenden Gefässe und der Verminderung des Kalibers derselben, so dass also besonders die oberflächlich liegenden Nerven, wie die Hautnerven, reich mit nutritiven Gefässen versorgt werden, dann auch die Endverzweigungen tiefer gelegener Nerven, da jene meist mit Endverzweigungen von Arterien zusammenfallen. Viele der genannten Eigenthümlichkeiten werden sich später leicht erklären.

Kaliber. Das Kaliber der Nervenarterien schwankt von makroskopisch kaum messbaren Grössen bis zu etwa einer Stärke von 1 mm im Durchmesser, die selten überschritten wird. Abnorme Verhältnisse, in denen das Kaliber gleich dem grösserer Körperarterien wird, sollen an anderer Stelle besprochen werden. Feinste Nervenarterien findet man oft als Zweige von Gefässen, die einige Zeit nahe an einem Nerven hinziehen. Starke Arterien sieht man an den grossen Nervenstämmen, wie an dem des N. ischiad. (T. XIII 117). Man darf jedoch nicht behaupten, dass stärkeren Nerven nur stärkere Arterien, schwächeren Nerven nur schwächere Arterien angehören (T. XIV 120. T. XII 105, 106). Das Kaliber derselben wechselt oft genug an ganz kurzen Nervenstrecken zwischen den oben angegebenen Extremen. Auf die Eigentümlichkeit, dass die ganz oberflächlich liegenden Nerven

meist unverhältnissmässig grosskalibrige Ernährungsgefässe erhalten, dass ferner bisweilen nach Eintritt der Arterie in den Nerven trotz Abgabe von zahlreichen Zweigen an denselben das Kaliber sich garnicht vermindert (T. XI 89, 90), werde ich später zurückkommen.

Länge. Die Länge der Nervenarterien, unter der ich die Strecke vom Ursprung der Arterie bis zu ihrem Eintritt in den Nerven verstehe, indem ich also nicht die Strecke mitrechne, welche das Gefäss eventuell in dem Nerven verläuft, wechselt in gleicher Weise wie die bisher geschilderten Eigenschaften. Unter $^1/_2$ mm Länge habe ich keine Nervenarterie finden können, sie kommen aber jedenfalls vor und entgehen dem Beobachter nur ihrer Feinheit wegen, da die ganz kurzen Arterien meist auch äusserst dünn sind. Umgekehrt, wenn auch selten, können die Aa. nutritivae eine Länge von fast 10 cm erreichen, indem sie nämlich den Nerven eine Zeit lang vor ihrem Eintritt in denselben begleiten (Art. comitans nervi isch.). Im Allgemeinen sind Nervenarterien von 4—5 cm schon als lange zu bezeichnen; sie sind zugleich stets ziemlich stark (T. XIV 121). Man kann überhaupt sagen, Länge und Kaliber der Nervenarterien sind einander proportional. Ausnahmen machen auch hier wieder die oberflächlich liegenden Nerven, die, wie schon mehrfach erwähnt, eine ganz besondere Stellung einnehmen (T. XI 88—90). Ich werde das Gleiche im Folgenden noch öfters hervorzuheben haben. Alle diejenigen Arterien, welche man bisher als konstant vorkommende beschrieben hat, wie die Art. comitans nervi isch., zeichnen sich häufig durch ihre Länge aus.

Ursprung. Die Nerven beziehen ihre Gefässe mit verschwindenden Ausnahmen aus den nächstgelegenen grösseren oder kleineren arteriellen Blutbahnen. „Les nerfs reçoivent leurs vaisseaux des branches artérielles voisines“ (Tillaux). Man findet selten von diesem Satze abweichende Verhältnisse, die sich dann leicht als durch Wachsthumsvorgänge bedingt erklären lassen, indem durch dieselben zwischen früher sich nahe liegenden Stämmen von Nerven und Arterien grössere Abstände geschaffen werden, und so die verbindende Nervenarterie gewissermaassen in die Länge gezogen wird (T. XII 91).

Die Eigenthümlichkeit, dass Nerven und Arterien im Allgemeinen dieselben Wege einschlagen, giebt fast jeder Arterie Gelegenheit, zur Ernährung von Nerven beizutragen. Da die Nerven meist in gerader Linie verlaufen, die Arterien aber früher oder später ihre Richtung in mannigfachster Weise ändern, so begleiten die Arterien die Nerven meist nur streckenweise und werden weiterhin durch andere vertreten. Weil nun die Versorgung der Nerven aus den nächstgelegenen Quellen stattfindet, ist es klar, dass ein Nerv äusserst selten auf seinem ganzen Verlaufe aus ein und derselben Arterie seine nutritiven Gefässe beziehen kann; „elles ne lui viennent jamais d'un seul tronc artériel, mais toujours de sources multiples“ (Quénu und Lejars (2)). Der

Ursprung der Arterien eines Nerven liegt also nur streckenweise in der gleichen Arterie (T. XII 121 etc.).

Da aber auch individuell in den Verbreitungsgebieten der Arterien grosse Unterschiede herrschen, so fällt eine bestimmte Nervenstrecke bald in dieses bald in jenes Arterienfeld, und es können aus diesem Grunde an derselben Nervenstrecke bei verschiedenen Individuen auch verschiedene Arterien die zugehörigen Ernährungsgefässe entspringen lassen (T. XIII 117. T. XIV 118, 119).

Weil nun wenigstens die grösseren Arterien im Allgemeinen regelmässig gelagert sind, so giebt es eine Reihe von Nervenarterien, deren Ursprung als ziemlich konstant bezeichnet werden kann. Als bekanntestes Beispiel kann man die sogenannte Art. comitans nervi ischiad. anführen, die in der überwiegenden Zahl der Fälle aus der Art. glut. inf. entspringt. Doch finden sich auch hier Ausnahmen; ich habe das betreffende Gefäss mehrfach aus der Art. pudenda int. kommen sehen. Ein Wechsel im Ursprung der Nervenarterien, besonders leicht bemerkbar bei den grösseren und im Vorkommen konstanteren, wie z. B. der Art. mediana, tritt häufig dann ein, wenn in der Nähe des Nerven die Theilungsstelle stärkerer Arterienstämme liegt. Es springt in solchen Fällen die Ursprungsstelle des betreffenden Ernährungsgefässes bald auf diesen bald auf jenen Stamm über. Die angeführte Art. med. stammt z. B. entweder aus dem Anfangstheil der Art. interossea comm. oder vol., oder dem der Art. ulnaris oder aus einem Ram. muscul. zum M. flexor digit. subl. (T. VIII 34—36).

Der Angabe von Quénu und Lejars (2): „Chaque tronc nerveux reçoit ses artères d'origines constantes" kann ich nach dem Gesagten nicht beistimmen. Behaupten lässt sich nur: Der Ursprung der Nervenarterien ist in vielen Fällen ein ziemlich konstanter; er ist abhängig von den individuellen Unterschieden in den Verbreitungsgebieten der Arterienstämme und wechselt mit ihnen als Folge des Umstandes, dass die Nerven ihre nutritiven Gefässe aus den nächstgelegenen Quellen zu ziehen suchen.

Extraneuraler Verlauf. Der extraneurale Verlauf der Nervenarterien bietet viel Interessantes und kann mit Kombinirung des im nächsten Kapitel „Intraneuraler Verlauf" zu Besprechenden manches bisher fremdartig Erscheinende erklären.

Der Verlauf des Stammes der Nervenarterien ist entweder ein geradliniger oder im einfachen Bogen gekrümmter; Schlängelungen kommen äusserst selten vor und sind dann nur in geringem Maasse ausgeprägt.

Zunächst soll nun der Verlauf der Nervenarterien geschildert werden mit Rücksicht auf die Mutterarterie. Zu beachten sind hier die Winkel, in denen diese Ernährungsgefässe von ihrer Stammarterie abzweigen. Rechnen wir die Winkel in der Weise, dass die Oeffnung

derselben nach der Richtung des Blutstromes im Stammgefässe sieht, so können wir spitze, rechte und stumpfe Winkel beobachten. In der überwiegenden Mehrzahl sehen wir die Nervenarterien im spitzen Winkel von der Stammarterie abgehen, und zwar meist in einem solchen unter 45°. Höhere Winkel findet man aber noch recht häufig. Seltener schon beobachtet man einen Abgang im rechten Winkel (T. VIII 37). Aber selbst stumpfe Winkel sind zu finden (T. XII 106), sogar Winkel von nahezu 180°. Ich sah z. B. (T. XII 94) den Ram. iliac. der Art. iliolumbalis den N. cut. fem. lat. kreuzen und etwa $1^1/_2$ cm. nach Durchtritt unter demselben dem Nerven einen Zweig senden, der ohne jeglichen Bogen beim Austritt aus seiner Mutterarterie derselben einfach auflag und auf ihr zurück zum Nerven verlief, also einen Winkel von 180° mit derselben bildete.

Der weitere Verlauf der Nervenarterie ist entweder ein im Allgemeinen geradliniger, in seiner Richtung bestimmt durch den Abgangswinkel von der Mutterarterie (T. XIV 121), oder ein im vollständigen Bogen gekrümmter, mit der Konvexität nach der Richtung des Blutstromes liegend, sodass im ersten Theil des Bogens das Blut in der Richtung des Stromes im Stammgefässe fliesst, im letzten Theile in entgegengesetzter oder annähernd entgegengesetzter Richtung (T. VI 11, 6; T. VII 27). Diese Art findet man nur bei Abgang im spitzen Winkel, was aus physikalischen Gründen mit Rücksicht auf den Druck der Blutsäule leicht verständlich ist. Der Bogen kann alle Krümmungsradien haben; er kann kreisförmig oder elliptisch sein. Derartigen Verlauf habe ich nur bei kurzen Arterien gesehen.

Im Allgemeinen geradlinigen Verlauf trifft man bei kurzen Arterien vorherrschend und bei langen fast ausnahmslos. Ich bezeichne als geradlinig auch diejenigen Nervenarterien, welche nur eine ganz schwache Krümmung zeigen, die mit ihrer konkaven Seite nach dem peripheren Theil des Stammgefässes blickt, und bei denen eine Umkehr der Blutbahn in entgegengesetzten Lauf zu dem des Stammgefässes somit nicht zu Stande kommt.

Nervenarterien mit ausgesprochen geschlängeltem Verlaufe habe ich zu selten gesehen, um sie als einen besonderen Typus auffassen und beschreiben zu können (T. VIII 36, 37). Häufig liegt nur eine doppelte Bogenbildung vor, also eine Abart der vorigen Klasse (T. VIII 35).

Der Eintritt in den Nerven erfolgt meist auf der Seite desselben, von der sich die Arterie ihm genähert hat, kann sich aber weiter verschieben, selten bis auf die entgegengesetzte Seite.

Die Art und Weise des Eintritts der Arterien in die Nerven variirt auf das mannigfaltigste. Man kann hierbei 2 Grundtypen unterscheiden; erstens solche Nervenarterien, welche sich für den Eintritt in den Nerven nicht theilen (T. IX 43), und solche, die sich vor-

her theilen (T. IX 49). Quénu und Lejars (2) bestreiten theilweise das Vorhandensein der ersteren: „Une artère ne plonge jamais d'emblée dans l'épaisseur d'un cordon nerveux; elle se divise avant d'y pénétrer" und „Au contact ou près du tronc nerveux, chaque rameau qui l'aborde se sépare en deux ramuscules largement divergents...", sagen dann aber selbst: „Parfois, une artériole arrive relativement volumineux, se perd brusquement dans le nerf après l'avoir suivi sur une certaine longueur; mais il suffit de la suivre, pour constater qu'elle ne fait, en réalité, que traverser l'organe jusqu'à son centre, par le plus court chemin..." und: „par le plus court chemin, elle gagne le centre, l'axe celluleux du nerf, et c'est là seulement qu'elle se dichotomise..."

Die sich nicht extraneural theilenden Nervenarterien können in allen möglichen Winkeln zu den Nerven treten. Es soll hier stets derjenige Winkel bestimmend sein, den die Nervenarterie mit dem peripher von ihrem Eintrittspunkte in den Nerven gelegenen Theile desselben bildet. In der Mehrzahl ist der Winkel ein stumpfer, besonders bei den etwas stärkeren Arterien. Seltener ist er ein rechter (T. VIII 37), er kommt sowohl bei oberflächlich liegenden Nerven, wie bei tiefliegenden vor, bei letzteren aber meist nur, wenn Nerv und Stammarterie sich sehr nahe liegen. Mit Unrecht sagen Quénu und Lejars (2): „Quand un tronc nerveux reçoit ses artères du tronc artériel satellite, ces vaisseaux ne l'abordent jamais perpendiculairement..." und behaupten: „Trajet récurrent ou incidence oblique: voilà un premier caractère." Ich habe rechtwinklig eindringende Nervenarterien zu oft gesehen, um sie nicht mit den anderen genannten Arten als typisch bezeichnen zu können. Sehr häufig beobachtet man auch, dass ungetheilte Nervenarterien im spitzen Winkel zu dem Nerven treten; wenn Nerv und Stammarterie ganz oder annähernd in entgegengesetzter Richtung verlaufen, ist das nichts Merkwürdiges, aber man findet es auch, wenn Nerv und Stammarterie gleich verlaufen T. IX 59).

Die stetig sich ändernden Kreuzungswinkel der Stämme der Arterien und Nerven in den oberflächlichen Theilen des Körpers, zumal am Kopfe, bestimmen schon von selbst den grossen Wechsel der Eintrittswinkel geradlinig und ungetheilt verlaufender Nervenarterien.

Die im Bogen verlaufenden Gefässe dieser Klasse bilden mit dem Nerven spitze oder stumpfe Winkel. Stumpfe Winkel bilden sie nur dann, wenn die Richtung der Stammarterie und des Nerven annähernd oder ganz eine entgegengesetzte ist, wie man das am Kopfe und am Halse am leichtesten findet (T. VI 11).

Die unter spitzem oder stumpfem Winkel zum Nerven tretenden grösseren Gefässe können sich unter Umständen demselben bis zu ihrem Eintritte eine kürzere oder längere Strecke anlegen und sind dann meist mit dem Namen Art. comitans nervi bezeichnet worden

(T. VIII 40). Ich muss aber sagen, dass keineswegs alle so benannten Arterien diese Eigenschaft in jedem Falle besitzen. Man kann sich leicht täuschen und einen derartigen Verlaufsmodus annehmen, wenn die Arterie bereits in das oberflächliche epineurale Gewebe des Nerven eingetreten ist und durch die dünne Schicht hell durchscheint, was sogar ein recht häufiges Vorkommen bei den betreffenden Gefässen ist; man kann dann füglich von einer eigentlichen Begleitung nicht mehr reden.

Behufs leichterer Beschreibung möchte ich für die bisher beschriebenen Verlaufsrichtungen der Arterien der Nerven folgende Bezeichnungen benutzen: Eine Nervenarterie, welche in gleicher oder annähernd gleicher Richtung mit ihrer Stammarterie verläuft, soll bezeichnet werden als „gleichläufig"; bei Verlauf in entgegengesetzter Richtung als „rückläufig". Geschieht der Eintritt in den Nerven in einem nach der früher gegebenen Auffassungsweise stumpfem Winkel, so ist die Arterie mit Bezug auf den Nerven „absteigend" zu benennen, im umgekehrten Falle, also bei Eintritt in den Nerven unter spitzem Winkel, „aufsteigend". Die letzteren Ausdrücke sind schon seit längerer Zeit in Gebrauch.

Den zweiten Typus bilden die mit Theilung in den Nerven tretenden Arterien. Man findet ihn bei jeglicher Grösse der betreffenden Gefässe. Die Theilungsstelle kann dem Nerven nahe oder in weiterem Abstande liegen (T. IX 49; T. VIII 30). Die Theilungsäste sind in ihrer Länge sehr verschieden. Man kann zwei Arten von Theilungen unterscheiden; erstens solche mit Bildung gleichläufiger Aeste, d. h. entweder nur aufsteigender oder nur absteigender Aeste (T. VIII 32), und zweitens solche mit Bildung ungleichsinniger d. h. aufsteigender und absteigender Aeste (T. IX 49). Ich muss hier erwähnen, dass ich Theilungen nur dann annehme, wenn die neuen Glieder des Stammes in ihrem Kaliber nicht zu grosse Differenzen zeigen; andernfalls hat man nicht von Theilung zu reden, sondern von Abgabe von Nebenästen. Eine genaue Grenze lässt sich freilich schwer zwischen den beiden Unterabtheilungen ziehen.

Die erste Art gleichsinnig verlaufender Theilungsäste ist die bei weitem weniger häufig vorkommende. Man kann dieselbe meist nur an kleineren Arterien beobachten, deren Stamm annähernd in der Richtung des Nerven verläuft und mit der Mutterarterie gleichläufig ist. Die Theilung ist immer eine dichotomische unter spitzem Winkel und findet gewöhnlich nahe am Nerven statt. Die Eintrittsstellen der Theiläste in den Nerven liegen stets in einem gewissen Abstande von einander. Eine fächerförmige Theilung, wie sie Quénu und Lejars (2) erwähnen, habe ich am extraneuralen Verlaufe nie gesehen.[1])

[1]) Das Gleiche wird auch von Durand und Commandeur bestritten.

Weit häufiger ist die zweite Art, die ungleichsinnige Theilung. Dieselbe ist stets dichotomisch und findet meist unter spitzem oder stumpfem Winkel statt. Immer aber verlaufen die Aeste so, dass sie stark divergirend in den Nerven treten. Was ihren Verlaufscharakter betrifft, so sind sie selten gleich; der rückläufige Ast ist meist im Bogen gekrümmt, der gleichläufige geradlinig. Ist der Verlauf der Nervenarterie zum Nerven annähernd ein rechter, so sieht man häufig genau zum Stamme derselben symmetrische Theilung eintreten in zwei gleichlange und in gleichstarkem Bogen verlaufende Theiläste.

Die Theilungsstelle liegt im Allgemeinen in einiger Entfernung vom Nerven; sie kann aber auch direkt dem Nerven aufliegen, so dass die Aeste einige Zeit auf dem Nerven hinkriechen, ehe sie in ihn eindringen (T. IX 49). „Ailleurs c'est au contact même du nerf, sur lui, que la séparation a lieu et que les deux divisions s'écartent à angle presque droit" [Quénu und Lejars (2)].

Die Theilungsäste können entweder ungetheilt oder mit ungleichsinniger Theilung in den Nerven treten; die erste Art ist die bei weitem häufigere. Quénu und Lejars (2) wollen für jeden Ast eine neue Theilung annehmen, so dass also ihrer Ansicht nach eine Nervenarterie stets mit 4 Aesten in ihren Nerv tritt. Dass dies keineswegs der Fall ist, davon überzeugt man sich bei genauer Beobachtung leicht.

Beim Verlaufe ganz in der Nähe ihrer Nerven oder ihnen aufliegend können die Nervenarterien denselben noch feine Aestchen zusenden, die meistens gleichläufig sind, seltener rückläufig (T. XI 84). Diese Aestchen haben auf den Verlauf und das Kaliber der eigentlichen Nervenarterie keinen sichtbaren Einfluss, sind also nur als Seitenäste anzusprechen. Man könnte diese Aestchen vielleicht als „sekundäre Nervenarterien" bezeichnen. Sehr häufig sieht man an den Stellen, wo eine Nervenarterie sich ihrem Nerven in einem mehr oder weniger starken Bogen genähert hat, eine sekundäre rückläufige Nervenarterie austreten. Ebenso findet man eine solche oft kurz vor dem Eintritt geradlinig verlaufender Nervenarterien in ihren Nerven. Diese Aestchen können, wie sich später zeigen wird, von grosser Bedeutung für die Blutzirkulation im Nerven werden.

Intraneuraler Verlauf. Für die Beschreibung des intraneuralen Verlaufes können wir die Nervenarterien wieder nach den beiden Haupttypen unterscheiden, die im vorigen Kapitel aufgestellt sind, nämlich die ungetheilt in den Nerven tretenden und die getheilt in den Nerven tretenden Gefässe. Die der ersten Klasse angehörigen verlaufen eine mehr oder weniger lange Strecke im Nerven, indem die unter spitzem oder stumpfem Winkel zu ihm getretenen durch eine ganz kurze Schwenkung im Nerven eine zur Achse derselben parallele

Richtung einnehmen, um sich meist sofort, seltener später, in einen aufsteigenden und einen absteigenden Zweig zu spalten. Das Kaliber dieser beiden Zweige ist nicht immer ganz das gleiche; meist ist der mehr in der Richtung des extraneuralen Verlaufes der Arterie liegende stärker. Der eine Zweig kann so dünn werden, dass er mehr als ein Nebenast des intraneuralen Theiles der Nervenarterie erscheint (T. XIV 119). Die rechtwinklig zum Nerven getretenen, ungetheilten Nervenarterien senden meist zwei gleich stark, entgegengesetzt verlaufende Zweige aus. In seltenen Fällen beobachtet man nach Eintritt von Arterien in Nerven eine fächerförmige Ausbreitung (T. VII 29).

Beim zweiten Haupttypus theilen sich die in den Nerven eintretenden Aeste, deren ja entweder 2 oder 4 sind, in der Mehrzahl der Fälle nicht wieder, wie es eben bei dem vorigen Typus beschrieben ist; meistens sieht man nur einen ganz feinen, eine Theilung andeutenden Nebenast. Die eigetretenen Zweige wenden sich ebenfalls in kurzer, ihrem extraneuralen Verlauf entsprechender Schwenkung der Achse des Nerven parallel.

Man kann also den Satz aufstellen: Jede Nervenarterie theilt sich, ehe sie sich in ihre feineren Verzweigungen auflöst, mindestens einmal entweder ausserhalb oder innerhalb des Nerven in einen aufsteigenden und einen absteigenden Zweig.

Für den weiteren makroskopisch sichtbaren Verlauf der Aeste beider Grundtypen im Nerven gilt nun Folgendes. Die Aeste verlaufen ungefähr parallel der Achse des Nerven und geben nach allen Seiten Nebenäste ab, die mehr oder weniger senkrecht zur Achse des Nerven stehen. Diese theilen sich wieder in Aeste, die zur Achse des Nerven parallel verlaufen und untereinander anastomosiren. Die Theilungen gehen nun in der gleichen Weise weiter (T. XIII 117; T. IX 45). So bildet sich ein ziemlich regelmässiges feines Arteriennetz von annähernd rechteckigen Maschen, das sich dann in Kapillaren auflöst, „in ein Kapillarnetz mit lang gestreckten Maschenräumen“ (G. Schwalbe(1)). Die makroskopisch sichtbaren Verbreitungen der Nervenarterien liegen sämmtlich in dem Epineurium, aus dessen strangartiger Anordnung im Nerven, bedingt durch den parallelen Verlauf der Nervenfaserbündel, sich auch die Regelmässigkeit in dem Arteriennetze erklärt. Die Stämme der Nervenarterien verlaufen bald mehr in den äusseren Partien des Nerven, bald mehr im Inneren desselben. Die gröberen Gefässe der schwächeren Nerven, insbesondere der Hautnerven, verlaufen stets in den oberflächlichen Theilen derselben, wie das bereits Hyrtl (2) angiebt. Theilt sich ein Nerv, während der Stamm einer Nervenarterie in ihm verläuft, so theilt sich häufig auch die Arterie in je einen Ast für jeden Nervenzweig (T. VII 25). Hyrtl (2) will auf Grund seiner Untersuchungen an der Vorderseite einer unteren Extremität eine solche

Theilung unter allen Umständen annehmen. Oft sieht man die Arterie sich schon viel früher theilen als den Nerven (T. IX 88; T. XII 93).

Aus dem an ganz bestimmte Bahnen im Nerven gebundenen Verlaufe der Nervenarterien ist es wohl verständlich, dass sich ihre Verzweigungen oder selbst die Stämme im Nerven leicht treffen und Anastomosen bilden. Die makroskopische Untersuchung zeigt, dass sich zwischen allen grösseren, in ihrem intraneuralen Verlaufe darstellbaren Nervenarterien stets Anastomosen vorfinden, und zwar meist in der Weise, dass die Stämme selbst in Verbindung treten. Diese Thatsachen sind äusserst wichtig für die Blutversorgung der Nerven und können von grosser Bedeutung für die allgemeine Blutcirkulation im Körper werden.

Aus dem weiter oben Gesagten lässt sich mit Sicherheit annehmen, dass überall zwischen je zwei Nervenarterien im Nerven feinere Anastomosen bestehen. Sind die Nervenarterien stark, und ist somit die zugeführte Blutmenge grösser und der Blutdruck in denselben höher, so finden sich auch makroskopisch sichtbare Anastomosen (T. XIV 118).

Man wird hier wohl zwischen primär und sekundär entstandenen Anastomosen zu unterscheiden haben, indem im ersten Falle 2 stärkere Nervenarterien mit ihren intraneuralen Hauptzweigen direkt mit einander in Verbindung getreten sind, was dadurch begünstigt wird, dass die gröberen Gefässe stärkerer Nerven im Allgemeinen bald die Achse des Nerven erreichen und in ihr verlaufen; im anderen Falle aber eine feine Anastomose zwischen 2 starken oder 2 schwachen Nervenarterien, oder zwischen einer starken und einer schwachen erst eine Verbindung herstellt, die unter dem Einfluss der erhöhten Blutzufuhr von beiden Seiten oder von einer Seite ihr Kaliber vergrössert und somit eine einzige gleichmässige Blutbahn darstellen hilft.

Da die oberflächlich liegenden Nerven, besonders die Hautnerven, in Gebieten verlaufen, die reich mit kleineren Arterien versorgt sind, so erhalten sie, wie wir gesehen haben, eine grosse Zahl von nutritiven Gefässen in kurzen Abständen; es ist daher die beste Gelegenheit zu Anastomosenbildungen im Nerven gegeben, die nun ihrer Kürze wegen sich besonders kräftig entwickeln können. So ist es verständlich, dass die Hautnerven und ähnlichen Nerven im Verhältniss zu ihrer Substanzmasse bedeutend stärkere Arterien erhalten als tiefer gelegene Nerven (T. XI 89).

Besonders geeignet, kurze Bahnen zwischen zwei Nervenarterien zu vermitteln, sind auch die feinen sekundären, rückläufigen Nervenarterien, welche, wie früher erwähnt, häufig von Nervenarterien kurz vor ihrem Eintritt in denselben abgehen; es sind vielleicht manche der wirklich dichotomischen Theilungen von Nervenarterien auf Verstärkung solcher Aestchen durch Anastomosenbildung zurückzuführen. Die Anastomosenbildung der Vasa nervorum findet sich bereits bei

Portal erwähnt, indem er über Aa. nutritivae des N. sympathicus, N. glossopharyngeus und N. vagus sagt, dass sie: „se sous-divisent en rameaux presque invisibles, accompagnent les nerfs jusqu'à ce qu'ils soient réunis à d'autres rameaux fournis par d'autres troncs; ce qu'il fait, qu'il y a toujours dans les nerfs une suite non-interrompue de vaisseaux sanguins."

Anführen will ich noch folgenden Satz Hyrtl's (2): „Es lässt sich im Allgemeinen behaupten, dass die progressiven Gefässanastomosen in den Nerven um so zahlreicher werden, je mehr das Kaliber der Nerven durch Astbildungen abnimmt." Die Erklärung hierfür ergiebt sich aus dem früher (S. 395) Gesagten.

Aus Obigem geht hervor, dass die Frage nach der Länge der von einer Arterie versorgten Nervenstrecke nicht gut zu beantworten ist, da ja jede Nervenarterie mit der nächst höher und nächst tiefer gelegenen anastomosirt, das zwischen 2 Arterien gelegene Gebiet der Nerven also von beiden ernährt wird. Ich habe deshalb in der speciellen Beschreibung nur die Entfernung zwischen grösseren auf einander folgenden Nervenarterien angegeben.

Es ist nun noch zu besprechen, ob eine Nervenarterie ihren Nerv nach einiger Zeit verlassen oder aus dem Nerven austretende Zweige abgeben kann, die zu anderen Organen gehen. Hyrtl (2) behauptet: „Jeder Nerv, gross oder klein, besitzt eine ihm eigene Arteria nutritiva, welche nur ihn allein ernährt, keine Zweige an anliegende Gebilde abgehen lässt und ein Kapillargefässsystem entwickelt, welches nicht über das Neurilemma des betreffenden Nerven hinausreicht..." Ich muss dies bestreiten auf Grund mehrfacher Befunde, in denen von einer Nervenarterie vom Inneren des Nerven aus ein stärkerer Ast abging, der zur anliegenden Muskulatur verlief. Der Ast trat häufig in dem Winkel aus, den ein abgehender Nervenzweig mit dem Stamme des Nerven bildete, oder in dem Theilungswinkel eines Nervenstammes. Die betreffenden arteriellen Aeste traten entweder ungetheilt oder mit Verzweigungen in ihren Muskel, ohne dass es möglich war, den ganzen Verlauf als eine einfache Anastomose ansehen zu können. Ausserdem findet man auch Arterien, die einige Zeit in einem Nerven verlaufen, dann aber aus ihm mit ihrem Stamme heraustreten und zu anliegender Muskulatur verlaufen; sie sind oft sehr stark. Man findet derartige Gefässe fast stets im Plexus lumbalis und im Plexus ischiadicus (T. X 73, 74; T. XIII 117; T. XIV 118). Ich habe am Plexus lumb. unter anderem gesehen (T. X 73), dass aus der Art. lumb. II ein starker 1 mm starker Ast in den vereinigten Stamm des N. lumb. I und II trat, 5 mm in ihm verlief, dann sich theilte in einen im Nerven weiterlaufenden und einen aus dem Nerven tretenden Ast. Der erstere theilte sich nach 11 mm Verlauf wieder in 2 Aeste, von denen der eine im Nerven weiterlief, um nach 10 mm Verlauf aus dem Nerven her-

auszutreten und nach einer etwas längeren Strecke wieder in den Nerven sich zu begeben und nun nach kurzem Verlauf im Nerven diesen zu verlassen und sich in einen starken Ast der Art. lumb. III zu senken; der andere trat sofort aus dem Nerven aus und vereinigte sich mit dem gleich zu Anfang aus dem Nerven hervorgetretenen Aste, um mit ihm zur Muskulatur zu verlaufen. Auf dem ganzen Wege in dem Nerven war makroskopisch keine Abgabe von nennenswerthen Aesten zur Substanz desselben zu konstatiren. Ein derartiges Vorkommen beweist wohl, zumal da es an ähnlichen nicht fehlt, einerseits dass eine in einen Nerven eingetretene Arterie denselben sehr wohl verlassen kann, andererseits dass sie auch vom Innern des Nerven aus Aeste nach aussen abgeben kann.

Sind solche Gefässe aber als Nervenarterien im Sinne der anfangs gegebenen Definition anzuerkennen? Im Falle einfacher Astabgabe an die anliegende Muskulatur steht dem nichts entgegen. Läuft aber eine Arterie eine Strecke im Nerven, um ihn dann mit ihrem Stamme zu verlassen, während sie nur minimale Aestchen an den Nerven abgegeben hat, so kann man sie eigentlich nach der früheren Definition nicht zu den wahren Nervenarterien rechnen. Trotzdem fasse ich sie als solche auf, indem ich annehme: Derartige Gefässe waren Nervenarterien im Sinne der gegebenen Definition, haben aber ihren Charakter als solche eingebüsst mit der Ausbildung anfangs unwesentlicher Nebenfunktionen zu Hauptfunktionen, zum Theil in Folge hoch sich entwickelnder Formen von Anastomosen.

Physiologische Ergebnisse. Durch die beschriebenen Anordnungen im extraneuralen und intraneuralen Verlaufe der Nervenarterien wird bewirkt, dass die Nerven möglichst vor überflüssigen Reizen durch die mit jedem Herzstoss in den Gefässen entstehende Pulswelle und vor Ernährungsstörungen geschützt sind. Die erste Aufgabe wird gelöst durch Brechung der Blutwelle entweder schon ausserhalb des Nerven oder innerhalb desselben, so lange die Nervenarterie noch in der äusseren Schicht des Epineurium verläuft, also noch nicht zwischen den Nervenfaserbündeln liegt. Die Brechung der Blutwelle wird zunächst erreicht durch Vertheilung der dem Nerven zuzuführenden Blutmenge auf zahlreiche und kleine Bahnen, ferner durch deren Theilung in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast, also eine Spaltung des Blutstromes; weiterhin noch durch bogenförmigen Verlauf eines grossen Theiles der betreffenden Gefässe oder auch durch Eintritt derselben in den Nerven unter spitzem oder stumpfem Winkel.

Die zweite Aufgabe findet ihre Lösung in der grossen Zahl der nutritiven Gefässe, in der Kürze ihrer Bahn und ihrem unkomplicirten Verlaufe; vor allem aber in der ausgedehnten Ausbildung von anastomotischen Verbindungen unter den Nervenarterien, indem dieselben einerseits „auf eine lange Strecke hin für eine gewisse Beständigkeit

ihres Kalibers sorgen" (Hyrtl (2)), andererseits sowohl bei lokalen Störungen im Nerven (Druck etc.) die übrigen Theile desselben unabhängig machen von den gerade durch diese Stelle verlaufenden Gefässen, als auch bei Störungen in einzelnen Nervenarterien ausserhalb der Nerven oder in den Mutterarterien (Unterbindung etc.) die übrigen nutritiven Gefässe zum Ersatze heranziehen, was ja noch dadurch begünstigt wird, dass die Nervenarterien desselben Nerven aus verschiedenen Arterien entspringen. „Le nombre des artérioles qui s'échelonnent à courte distance sur chaque segment d'un cordon nerveux, leur volume relatif, leurs origines multiples et les voies collatérales toutes prêtes qui en résultent suffisent à démontrer combien est assurée l'irrigation artérielle des nerfs (Quénu und Lejars (2)).

Abnorme Entwicklung. Es ist wohl zu beachten, dass die zahlreichen Anastomosen der Nervenarterien, die eine ununterbrochene Kette von Blutbahnen bilden, auch für die Entwicklung von grösseren Kollateralkreisläufen besonders geeignet sind, wenn sie auch „nicht überall und niemals ausschliesslich den Kollateralkreislauf herstellen werden" (Zuckerkandl). Hyrtl (2) und Zuckerkandl haben mehrfach grosse Kollateralkreisläufe beschrieben, die sie auf hohe Entwicklung von Anastomosen der Nervenarterien zurückführen zu können glaubten. In einem Falle, von Velpeau beschrieben, wo die Arteria tibialis antica nicht durch das Spatium interosseum, sondern um den Hals des Wadenbeines zur vorderen Gegend des Unterschenkels verlief, nimmt Hyrtl eine starke Entwicklung der Anastomosenreihe des N. peronaeus an. In einem anderen Falle verlief die Arteria tibial. ant. in der Mitte des Unterschenkels nur von Haut und Fascie bedeckt. Hyrtl sieht hier in ihr eine „höhere Entwicklungsform der dem N. peronaeus superficialis angehörigen Anastomosenreihe". Tiedemann giebt ein recht anschauliches Bild eines Kollateralkreislaufes, der sich zum Theil durch die Aa. nutritivae des N. ischiadicus, sowie des N. peronaeus und N. tibialis oberhalb der Kniekehle in Folge Verengerung der Art. femoralis ausgebildet hat. Zuckerkandl berichtet über zwei von Holl beobachtete Fälle von Kollateralkreisläufen, in dem einen Falle entstanden nach Verschluss der Art. poplitea, in dem anderen nach Zerreissung der Art. ulnaris, bei denen „in eminenter Weise die Bedeutung der Vasa nervorum ersichtlich ist".

II. Theil.

Specielle Beschreibung der Arterien der Nerven.

I. Kapitel.

Arterien der Hirnnerven.

I. Nn. olfactorii (Fila olfactoria).

Für die Nn. olfactorii makroskopische nutritive Gefässe nachzuweisen, war nicht möglich. Jedenfalls treten feinste Zweige aus den Rr. nasales ext. et int. der Aa. ethmoid. ant. et post. zu diesen Nerven, die zusammen mit den genannten Gefässen verlaufen. Die Gefässe des Lobus olf., die vielleicht von Bedeutung für die Ernährung der Nn. olfactorii sind, seien hier mitangeführt. Haller giebt an, dass die Art. cerebri ant. vor und nach Abgabe der Art. communicans ant. Zweige zum Bulb. olf. sende; die Abgabe von nutritiven Gefässen zu diesem nach Bildung der Art. commun. ant. erwähnen auch Heubner, Meckel, Duret. Nur bei Weber fand ich noch die Aa. ethmoid. ant. et post. als Quelle für Ernährungsäste des Bulb. olf. angeführt. Letztere sollen aus den Aa. ethmoid. entspringen, sobald diese auf der Lamina cribrosa angelangt sind.

II. N. opticus.

Der Tractus opticus erhält seine Arterien aus dem R. ad thalam. nervi optici der Art. cerebri post., die sich mit Aesten, welche aus der Carotis interna stammen, im Nerven verbinden (Haller); auch direkt aus der Art. cerebri post. sollen sich Aeste zu ihm begeben (Haller). Fernerhin können Zweige der Art. communicans cerebri post. das Hirnende des Opticus versorgen (Arnold). Die gleiche Arterie führt dem hinteren Theile des Chiasma Gefässe zu (Duret). Nach Duret senden weiterhin folgende Arterien Aeste zum Chiasma: zum mittleren und äusseren Theile die Art. carotis int., zum vorderen Theile die Art. communic. ant. und die Art. cerebri ant. Auch Heubner sah „von dem Stück der Art. corporis callosi, welches zwischen Art. fossae Sylv. und Ram. communic. ant. liegt“, kleine Gefässe zu dem vorderen Theile des Chiasma gehen. Haller und Meckel erwähnen Zweige der gleichen Arterie zum N. opticus, ohne jedoch das Ernährungsgebiet genauer anzugeben.

Dem eigentlichen Stamm des N. opticus bieten sich, besonders in der Orbita, eine Menge von Quellen für Ernährungsgefässe, die aber nach dem Wechs elim Verlaufe der Arterien in der Augenhöhle bald mehr bald weniger benutzt werden. Regelmässig sendet die Carotis int. einen oder mehrere kurze Aeste zum N. optic., die stets vor Abgang der Art. ophthalmica entspringen (Haller, Verfasser). Die von

mir beobachteten Aeste waren immer absteigend; der längste Ast war 6 mm lang. Die wichtigste Rolle für die Ernährung des Opticus spielt die Art. ophthalmica mit ihren Zweigen. Schon ehe ihr Stamm sich in seine beiden Hauptzweige theilt, gehen meist Aeste zum Nerven (Haller, Mayer, Verfasser). Bald finden sich deren mehrere (2, Haller, Verfasser; 3, Haller), bald nur einer, der bisweilen rückläufig und aufsteigend ist (Verfasser T. I, 1). Haller erwähnt einen starken Ast aus der Ophthalmica, der in das Innere des Nerven drang, nachdem vorher bereits kleinere Zweige zur Pia und Medulla des Nerven gegangen waren. Die Aeste der Art. ophthalmica können sich an der Ernährung des Opticus, wie folgt, betheiligen. Haller sah aus einer Art. ciliar. sup. nahe an ihrem Ursprunge einen Ast zum Nerven rückläufig abgehen; in einem anderen Falle, vom gleichen Autor beobachtet, gab die Art. ciliar. inf. einen Ast ab; in einem dritten Falle ging von der Art. ciliar. ext. ein gleichläufiger und ein rückläufiger Ast zum Nerven ab. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass jede Art. ciliaris post. sich an der Ernährung des Nerven betheiligen kann, jedoch nie alle zu gleicher Zeit. Ich habe aus ihnen nur kurze und schwache Aestchen zum Nerven verlaufen sehen. Haller und Walter erwähnen auch Gefässe für den N. optic. aus der Art. oculi inf. Fernerhin kann die Art. frontalis dem Nerven Zweige in grosser Zahl senden (Walter, Verfasser). Nach Haller giebt zuweilen die Art. lacrimalis einen rückläufigen Ast zum Nerven; nach Merkel treten sogar meist mehrere Zweige aus ihr zu ihm. Die bekannteste Art. nutritiva des N. optic. ist die Art. centralis retinae. Ich will hier anführen, was Cruveilhier über dieselbe sagt: „L'artère centrale de la rétine, ... , est le principal vaisseau nourricier du nerf optique; elle pénètre dans le nerf optique à un centimètre de distance du globe oculaire, chemine d'abord entre les lames qui composent le névrilème en leur fournissant des ramuscules, puis pénètre à la partie centrale du nerf et donne des ramifications capillaires aux faisceaux nerveux dont il se compose pour s'irradier enfin dans la rétine. Outre ces vaisseaux, le nerf optique présente un réseau capillaire superficiel fourni par la pie-mère, qui envoie dans l'épaisseur du nerf des prolongements, qui s'anastomosent avec les ramifications de l'artère centrale."

Nach Henle soll die Art. centr. retinae 15—20 mm vom Augapfel entfernt in den Nerven treten. G. Schwalbe (2) sah sie jedoch öfters in geringerem Abstande vom Bulb. oculi eintreten, einmal sogar in einer Entfernung von nur 7 mm.

Die Art. centr. retinae kann auch aus einem Aste der Art. ophthalmica entspringen, am häufigsten aus dem inneren Truncus ciliaris (Gegenbaur). Schliesslich wäre noch erwähnenswerth die Bemerkung Duret's: „Il est bon remarquer, que le nerf optique lui-même

reçoit à son origine quelques ramuscules de la cérébrale antérieure ou de la carotide. Il n'est donc pas exclusivement vascularisé par l'artère ophthalmique."

Im Uebrigen verweise ich auf die Werke von G. Schwalbe (1, 2), Merkel, Leber, Fr. Meyer, A. Elschwig und J. Deyl.

III. N. oculomotorius.

Im Sinus cavernosus erhält der N. III fast ausnahmslos ziemlich starke Ernährungsgefässe. Dieselben stammen entweder aus den Aa. sinus cavernosi oder der Carotis int. (Haller, Walter, Mayer, Verfasser [T. VI 2—4]). Ich habe von den Aa. sinus cavernosi nur die Art. sin. cav. ant. sich an der Blutversorgung des Nerven betheiligen sehen, doch führt das Gleiche Haller für die Art. sin. cavern. post. an. Vor dem Eintritt in die Orbita kann der N. III noch Zweige von der Art. cerebri ant. erhalten (Walter). In der Orbita habe ich 3 Mal die Abgabe von einem feinen, rückläufigen Ast aus dem Stamme der Art. ophthalmica beobachtet (T. VI 1). In einem der Fälle ging noch aus der gleichen Arterie ein besonderes, feinstes, gleichläufiges Aestchen zum Ram. sup. des Nerven.

Für das Ganglion ciliare konnte ich 3 Quellen von Ernährungsgefässen konstatiren. In 2 Fällen stammten dieselben aus den Aa. ciliar. post., in einem Falle aus dem Anfangstheil der Art. lacrimalis, in einem vierten Falle kam ein äusserst feines Zweigchen direkt aus der Art. ophthalmica. Auch in den beiden ersten Fällen waren die Aa. nutritivae des Ganglion, die stets in der Einzahl vorhanden waren, sehr schwach und kurz (1—2 mm).

IV. N. trochlearis.

Im Sinus cavernosus erhält der N. IV regelmässig nutritive Gefässe. Dieselben stammen zum Theil aus der Art. sinus cavern. ant. (Haller, Walter, Verfasser [T. VI 2, 4, 5]), oder aus der Art. sinus cavern. post. (Haller, Walter, Portal). Im weiteren Verlaufe kann der Nerv Gefässe direkt aus der Art. ophthalmica erhalten (Haller). Bisweilen sieht man den letzten Theil des Nerven von einem oder mehreren Aestchen der Art. ethmoid. post. versorgt (T. VI 1).

V. N. trigeminus.

Bis zum Ganglion Gasseri erhält der N. V seine Arterien aus der Art. basilaris (Weber, Meckel). Es sind nach Meckel kleine Gefässe, die bald in rechtem, meist aber nach hinten spitzem Winkel von der Stammarterie abgehen. Das Ganglion Gasseri ist der am reichlichsten versorgte Theil des Stammes des Trigeminus. Stets findet man zahlreiche Arterien für dasselbe, die aus den Aa. sinus cavern. stammen (Arnold, Mayer, Henle, Hoffmann, Haller,

Cruveilhier, Portal, Walter, Verfasser [T. VI 2—5]). Die Hauptfunktion der Aa. sinus cavern. scheint überhaupt die Ernährung der im Sinus cavernosus liegenden Nerven zu sein; jedenfalls ist oft die Art. sinus cavern ant. eine reine Nervenarterie (T. VI 2. 4, 5). Meinen Beobachtungen nach findet die Hauptversorgung des Ganglion durch die Art. sinus cavern. post. statt. Durch die Lage des Ganglion ist es bedingt, dass die Aa. nutritivae auf der medialen Seite desselben eindringen. Die Stammarterie liegt meist dem Ganglion fest auf und sendet nach beiden Seiten hin in einem rechten Winkel abgehende Aeste zu demselben. Sie treten meist nach kurzem Verlaufe in dasselbe ein. Im Allgemeinen kann man am Ganglion je ein zu jedem der 3 Rami des Nerven hin verlaufendes kleineres oder grösseres Gefäss konstatiren. Ausser den Aa. sinus cav. kann noch die Art. ophthalmica Aeste für das Ganglion liefern (Haller). Nach Haller geht nicht allzuselten ein Ast aus der genannten Arterie zu dem Ganglion zurück. Selbst für den Fall, dass die Art. ophthalmica aus der Art. meningea med. entspringt, sollen nach Haller Aeste in den Sinus cav. zum N. V verlaufen. Auch von ausserhalb der Schädelhöhle erhält das Ganglion Nahrung zugeführt, und zwar durch den Ram. mening. access. der Art. mening. media, die sogen. Art. mening. parva, welche durch das For. ovale zu demselben vordringt und sich zum grossen Theile in ihm auflöst. (Arnold, Sömmering, Luschka, Gegenbaur, Verfasser [T. VI 6].) Der durch das For. ovale eintretende Ast wird bald als Stamm angesehen (Gegenbaur), bald als ein Zweig des Stammes (Arnold, Sömmering, Luschka). Ich möchte mich der letzteren Auffassung anschliessen und in den Fällen, wo dieser Ast wegen seiner Stärke die Fortsetzung des Stammes zu sein scheint, eine stark entwickelte Anastomose zwischen diesem Aste und der Art. sinus cavern. post. annehmen. Bei Besprechung der Arterien des III. Astes des Trigeminus werde ich hierauf nochmals hinzuweisen haben. Auch die Art. meningea media betheiligt sich bisweilen nach ihrem Eintritt in die Schädelhöhle an der Blutversorgung des Ganglion, indem ihr Ram. petrosus kleine Zweige zu ihm sendet (Arnold, Sömmering).

Der Ram. I des N. trigeminus erhält bis zu seiner Theilung seine Gefässe noch aus der Art. sinus cavern. ant. oder post. (Haller, Verfasser [T. VI 2—5]). Nach Walter soll auch ein Ram. meningeus der Art. lacrimalis Aeste für den Nerven liefern.

Der erste Hauptast des R. I, der N. lacrimalis, erhält kurze, feine Gefässe aus der Art. lacrimalis, die dem Stamme gleichläufig sind. (T. VI 1.) Der zweite Hauptast, der N. frontalis, erhält zu Beginn seines Verlaufes häufig (6 Mal in 7 Fällen) ein feines auf- oder absteigendes Aestchen entweder aus der Art. ophthalmica selbst oder aus einem der Aeste derselben, sobald er dieselben kreuzt. 3 Mal kam ein solches aus der Art. lacrimalis (T. VI 1). Weitere Arterien konnte

ich für den Stamm des N. frontalis nicht konstatiren. Der N. supratrochlearis erhält ausserhalb der Orbita feinste Gefässe aus der Art. frontalis. Der N. supraorbitalis wird versorgt durch die gleichnamige Arterie. Dem dritten Aste des N. ophthalm., dem N. nasociliaris, werden meist absteigende, feine Aeste aus der Art. ophthalmica geliefert. Einmal sah ich auch einen feinen Zweig aus dem Truncus ciliar. med. kommen (T. VI 1). Der N. ethmoidalis bezieht seine Gefässe in seinem ersten Theile aus der Art. ethmoid. ant. (T. VI 1). Für den R. nasalis ext. liess sich in 2 Fällen eine Versorgung durch die Art. dorsal. nasi nachweisen.

Der Ram. II des N. trig. erhält innerhalb des Schädels seine Aa. nutritivae ebenfalls aus den Aa. sinus cavern. (Haller, Verfasser [T. VI 2—5]). Im Allgemeinen wird als Quelle die Art. sinus cavern. post. bevorzugt. Meist kann man einen stärkeren im Nerven absteigenden Ast konstatiren. Diesen Zweigen kommt regelmässig im Nerven ein Ast entgegen, welcher aus der Art. maxillaris int. während ihres Verlaufes durch die Fissura spheno-maxillaris abgeht. (Haller, Portal, Verfasser [T. VI 8]). Der Ast ist meist ziemlich bedeutend und stets aufsteigend.

Während der zweite Ast des Trigeminus als N. infraorbitalis im Sulcus und Canalis infraorbitalis verläuft, erhält er absteigende Zweige in grösserer oder geringerer Zahl aus der Art. infraorbitalis. Die Nn. alveolares supp. erhalten, besonders wenn sie erst einige Zeit zu einem Stamme vereinigt verlaufen, mehrfach Aeste aus der Art. alveol. sup. (T. VI 8). Die Endäste des N. infraorbitalis erhalten ihre Gefässe aus den gleichnamigen Aesten der Art. infraorbitalis. Für den N. subcutaneus malae konnte ich nur in einem Falle beim Verlaufe durch den Canalis zygomaticus einige kleine Ernährungsgefässe nachweisen, welche aus einer den Nerven begleitenden Arterie kamen, die übrigens nach Weber konstant sein soll und aus der Art. maxil. int. stammt, und welche in stark ausgeprägtem Bogen zum Nerven traten. Das Ganglion sphenopalatinum erhielt nach meinen Beobachtungen 1 Mal ein Aestchen allein für sich aus der Art. maxil. int., 3 mal dagegen entsprang der betreffende Ast gemeinsam mit dem Aste für den Stamm des zweiten Trigeminusastes. (T. VI 8.) Der Zweig für das Ganglion war nicht unbedeutend, einmal 5 mm lang. Er verlief in 3 Fällen direkt zu der medialen Seite des Ganglion, in einem Falle aber drang er zwischen den beiden Stämmchen der Nn. sphenopalat. hindurch zu der lateralen Fläche des Ganglion (T. VI 8). Der Ursprung des Astes lag bald oberhalb, bald unterhalb des Ganglion. Für den N. vidianus Ernährungsgefässe nachzuweisen war nicht möglich. Von den vom Ganglion abgehenden Nerven konnte ich nur für den N. nasopalat. Scarpae einige feine Arterien finden, welche aus der Art. septi narium kamen.

Der III. Ast des N. trig. erhält, wie die beiden ersten, so lange er den Schädel noch nicht verlassen hat, seine Arterien in erster Linie aus den Aa. sinus cav., nach Haller aus den Aa. sinus cav. post. und auch aus den ant.; ich habe eine Versorgung nur durch die Art. sinus cavern. post. eintreten sehen. (T. VII 2—5.) Bisweilen verliess der Stamm dieser Arterie das Schädelinnere mit dem Nervenaste (T. VI 4), bald nur ein stärkerer Ast derselben (T. VI 3), um sich entweder in die Art. mening. med. oder deren Ram. mening. acc. zu senken (T. VI 6); bisweilen auch drang ein Hauptzweig des Stammes in das Innere des Nerven und verliess mit und in ihm das Schädelinnere (T. VI 2—5). Nach Haller gehen zum R. III des Trigeminus auch von der Art. mening. med. Aeste ab: „Alius eius surculus sulcum petrosi ossis subit, cui dura membrana adhaeret. Ex ipso trunculo prius dat ramum tertio ramo quinti paris." Nach dem Durchtritt durch das Foramen ovale erhält der Nerv regelmässig einen oder mehrere aufsteigende Aeste aus dem Ram. mening. acc. der Art. mening. med. (Arnold, Mayer, Söemmering, Luschka, Verfasser [T. VI 2]). Da sich hier auf einem kurzen Wege Aeste von zwei verschiedenen Arterien, nämlich von der Art. sin. cav. post. und dem R. men. acc. der Art. mening. med. begegnen, so ist die beste Gelegenheit zur Ausbildung einer stärkeren Anastomose gegeben, die man thatsächlich auch recht oft findet. Je nach ihrer Stärke kann man in ihr bald die Fortsetzung des Stammes des Ram. mening. acc. oder der Art. sinus cav. post. sehen, bald nur eine Anastomose von Aesten der genannten Arterien. In 2 Fällen konnte ich je ein direkt aus der Art. meningea med. stammendes Aestchen für den R. III konstatiren, während ihm zugleich auch ein Ram. mening. acc. Aeste gab. Auch der Stamm der Art. maxill. int. kann, während er in der Fissura sphenomaxillaris emporsteigt, dem Nerven Zweige zusenden (Haller, Portal), wie er sie schon für den II. Ast geliefert hat.

Von den Zweigen des III. Astes des Trigeminus sei zunächst der N. auriculotemporalis besprochen. Bei seiner Kreuzung mit der Art. mening. media empfängt er meist einen absteigenden Ast aus derselben (T. VI 6), der unter Umständen recht weit im Nerven verfolgbar ist. Sobald dieser die Art. temp. superfic. erreicht hat und mit ihr verläuft, dringen zahlreiche Gefässe aus ihr und ihren Zweigen in den Stamm und die Aeste des Nerven. Der N. buccinat. erhält seine Nahrung zunächst aus der ihn begleitenden Art. buccin. (T. VI 6), später dann noch aus dem Ram. buccal. der Art. maxill. ext. und auch aus der Maxill. ext. selbst (T. VI 9), der N. massetericus aus der Art. masset., die Nn. temporales prof. aus den gleichnamigen Arterien. Für den N. pteryg. ext. und int. konnte ich keine besonderen Arterien nachweisen. Das Ganglion oticum sah ich einmal versorgt durch einen Ast des R. mening. acc. der Art. mening.

med. In den übrigen Fällen waren besondere Arterien für dasselbe nicht nachweisbar; die Versorgung tritt dann jedenfalls durch die Gefässe der mit ihm verbundenen Nerven ein.[1]) Der N. lingualis wird zu Beginn ziemlich regelmässig durch einen stärkeren Zweig aus dem Ram. mening. acc. der Art. mening. med. ernährt (T. VI 6).

Nachdem er die Art. maxill. int. gekreuzt hat, erhält er ziemlich konstant einen starken Zweig, der ihn einige Zeit begleitet, ehe er in ihn eindringt. Dieses Ernährungsgefäss stammt meist aus einem der Muskeläste der Art. alveol. inf. (T. VI 6); doch sah ich dasselbe in einem Falle auch aus der Art. tempor. profunda kommen, indem die letztere kurz nach der Art. alveolaris inf. aus der Art. maxill. int. entsprang, horizontal über den N. ling. verlief, um sich dann in der Höhe zu ihrem Ziel zu wenden (T. VI 7). An der Stelle, wo sie sich im Bogen aufwärts wandte, ging ein starker, 2 cm langer Ast ab, der den N. ling. begleitete, um sich in ihm mit 3 stärkeren Zweigen aufzulösen, von denen der eine aufsteigend, die zwei anderen absteigend waren. Die nächste Versorgung erhält der Nerv beim Eintritt in den Boden der Mundhöhle aus den Rr. glandulares der Art. maxill. ext., welche auch das Ganglion submaxillare versorgen. Das Ende des Nerven wird mit feinen Gefässen aus den Rr. glandul. der Art. sublingualis versehen.

Der N. alveol. inf. erhält in seinem ersten Theile meist einen stärkeren, absteigenden Zweig aus der Art. mening. med. (T. VI 6), seltener einige kleine Aestchen aus derselben Arterie. Im weiteren Verlaufe bezieht der Nerv mehrfach auf- und absteigende Gefässe aus der Art. alveol. inf. (T. VI 6, 7).

Für den N. mylohyoideus liefert die begleitende Art. mylohyoid. die nutritiven Arterien. Der Endast des N. mandib., der N. mentalis, erhält seine Gefässe aus der Art. mentalis. In einem Falle bekam der Nerv nach seinem Austritt aus dem For. ment. einige absteigende und einen mit in's For. ment. hinein aufsteigenden Ast aus einem Ram. anastomoticus der Art. submentalis mit der Art. maxill. ext. (T. VI 10).

Eine eigentliche Art. mentalis fehlte, hätte sich aber wohl unter Umständen nachträglich aus dem im Nerven aufsteigenden Aste entwickeln können.

VI. N. abducens.

Die Wurzel des Nerven empfängt ihr Blut durch Gefässe, welche aus kleinen Seitenzweigen der Art. basilaris stammen (Weber, Meckel). Im Sinus cavernosus erhält er regelmässig Aeste, bald aus der Art. sin. cav. ant. (Walter, Portal, Verfasser), bald aus der Art. sin. cav. post. (Haller, Walter, Verfasser). Meiner Beobachtung nach ist die Versorgung

[1]) Nachträglich fand ich noch bei Arnold „Ueber den Ohrknoten" (1828) die Angabe, dass die Art. mening. med. oder auch direkt die Art. maxill. int. Gefässe zum Gangl. otic. sendet.

durch die Art. sinus cav. post. die häufigere. In einem Falle sah ich eine starke Art. sinus cav. tertia, welche an den N. VI einen ziemlich bedeutenden Ast gab, der in dem Nerven mit einem Aste der eigentlichen Art. sinus cav. post. communicirte (T. VI 2). Die Anastomose war ziemlich stark im Verhältniss zur Dicke des Nerven. Portal erwähnt besondere Aeste aus der Art. sinus cavern. ant. für den Verbindungsast des N. VI mit dem N. sympathicus. Während seines Verlaufes in der Orbita erhält der Nerv entweder aus dem Stamme der Ophthalmica oder aus einem ihrer Aeste Zweige. Ich sah 3 Mal die Art. lacrimalis die Aa. nutritivae abgeben; 1 Mal gab die Art. lacrimalis und eine der Aa. ciliares post. je einen Ast zum Nerven (T. VI 1).

VII. N. facialis.

Die Wurzel des N. facialis wird bisweilen versorgt aus Aesten der Art. spin. post. (Vieussenius, Haller). Einen konstanten Zweig erhält der Nerv aus der Art. cerebelli inf. ant. (Haller). Auch die Art. basilaris soll Aeste zu ihm senden (Weber). Im Canalis facialis wird dem N. VII aus verschiedenen Quellen Nahrung zugeführt. Vom Inneren des Schädels aus sorgt die Art. meningea media für die Ernährung des Nerven (Cruveilhier, Meckel). Nach Meckel sendet diese Arterie, nachdem sie durch das For. spin. in die Schädelhöhle gelangt ist, „kleinere hintere Zweige durch die obere Spalte des Schlafbeines in die Paukenhöhle und in den Kanal des Antlitznerven", durch die sie neben den Muskeln der Paukenhöhle und anderen Theilen auch den Nerven versorgt. Nach Cruveilhier giebt die Art. mening. media im Schädel einen kleinen Ast ab, „rameau du nerf facial", der durch den Hiatus canalis facialis in den Canalis facialis dringt und dem Nerven Aeste liefert, um sich schliesslich ganz in dem Neurilemma des Nerven zu verlieren, zugleich aber in ihm mit der Art. stylomastoida aus der Art. occipit. zu anastomosiren. Die Versorgung durch die Art. stylomastoidea und deren Anastomose erwähnt auch Mayer: „In dem Aquaeductus Fallopii vereinigt sie sich mit einer kleinen Pulsader, welche von der Seite des Gehirnes in die innere Oeffnung des Kanals dringt, und giebt sowohl der Beinhaut, als auch den Häuten des harten Gehörnerven Aeste." Portal erwähnt gleichfalls eine solche Abgabe von Aesten aus der Art. stylomastoidea. In den von mir beobachteten Fällen waren die Nervenarterien an dieser Stelle meist mittelstark, kurz (1 mm) und hatten einen ausgesprochen bogenförmigen Verlauf. Im Canalis facialis treten meist 2—3 Aeste zum Nerven, doch liess sich jedesmal auch schon vor Eintritt der Arteria stylomastoidea in den Kanal eine Versorgung des Nerven durch dieselbe nachweisen. Auch hier waren die Nervenarterien mehr oder weniger stark bogenförmig gekrümmt.

Für die Anschwellung des Ganglion geniculi waren besondere Aeste

nicht nachweisbar. Nach dem Austritt aus dem Schädel erhält der N. facialis bisweilen auch direkt aus der Art. occip. Aeste (Weber). Während seines Verlaufes durch die Parotis treten zahlreiche auf- und absteigende Zweige zu dem Nerven aus den in der Drüse verlaufenden Gefässen. Die Chorda tympani erhält, soweit sie mit dem N. facial. zusammen verläuft, jedenfalls aus denselben Arterien wie dieser ihre Gefässe. Ein eigenes Gefäss für die Chorda konnte ich mehrfach beim Zutritt zu dem N. ling. constatiren (T. VI 6). Dasselbe stammte meist aus dem Ram. mening. acc. der Art. mening. media und war stets aufsteigend. Einmal liess sich auch an einem Gefässe, welches aus der Art. meningea media stammte und die Chorda aufsteigend begleitete, zu Beginn desselben ein Zweig für dieselbe nachweisen. Wahrscheinlich war dieses Gefäss der von Haller als Ram. tympanicus bezeichnete Ast der Art. meningea med.

Der N. auricularis post. erhält Zweige aus der gleichnamigen Arterie. Von den Endästen des N. facialis sind die Rr. temporales versorgt durch Aeste aus der Art. tempor. superfic. (T. VI 11), die Rr. zygomatici durch Aeste der Art. transv. faciei, die Rr. buccales durch Aeste des R. buccalis der Art. maxill. ext. Sehr häufig sieht man, wo diese Aeste des Nerven über die Art. maxill. ext. treten, einen stärkeren, aufsteigenden Ast. Für den Anfang des Ramus colli findet man bisweilen einen längeren, den Nerven eine Zeit lang begleitenden Ast, welcher aus einer der Parotisarterien oder auch direkt aus der Art. carotis ext. stammte. Am Halse treten zu ihm Gefässe aus Hautästen der Art. cervic. superf. und der Art. submentalis.

VIII. N. acusticus.

Die Wurzel des N. acusticus erhält ihre Gefässe aus der Art. spin. post. (Vieussenius, Haller). Die weitere Versorgung findet durch die den Nerven begleitende Art. auditiva int. statt.

IX. N. glossopharyngeus.

Die Wurzel des Nerven erhält Zweige aus der Art. cerebelli inf. post. (Haller, Walter, Mayer) und bisweilen auch aus der Art. spin. post. (Haller). Das Ganglion petrosum und Ganglion iugulare sowie die nächste, unterhalb des For. iugulare gelegene Strecke des Stammes des Nerven wird versorgt aus der Art. pharyng. asc. (Arnold, Portal, Mayer, Haller, Sömmering, Cruveilhier, Henle, Verfasser), und zwar kommen die Aeste aus dem Endast der Arterie, dem Ram. meningeus sive Art. meningea post. (Arnold, Sömmering, Cruveilhier, Henle, Verfasser [T. XV 125]). Die Aeste sind ziemlich stark und zahlreich und treten zum Theil aufsteigend,

zum Theil absteigend in den Nerven. Auch die folgende Strecke desselben wird durch Zweige der Art. pharyng. asc., besonders durch die Rr. pharyngei ernährt. Schliesslich erhält der Nerv noch aus der Art. maxillaris ext. Zweige, nachdem dieselbe unter den M. stylohyoideus getreten ist. (Portal, Verfasser.)

X. N. vagus.

Die Wurzel des N. vag. wird ernährt durch Zweige der Art. cerebelli inf. post. (Haller, Mayer, Walter) und der Art. spin. post. (Haller). Nach Haller soll einmal der R. mening. post. der Art. occip. einen Ast durch ein besonderes Foramen dem Vagus zugesandt haben. Das Ganglion iugulare und das Ganglion nodosum erhalten ihre Gefässe von der Art. meningea post. Es sind ziemlich bedeutende Aeste, die in diesen Theil des Nerven treten. Auch weiterhin erfolgt die Ernährung des Stammes zunächst aus demselben Gefässe oder aus anderen Zweigen der Art. pharyng. asc., besonders aus den Rr. praevertebrales (Boyer, Arnold, Portal, Walter, Haller, Sömmering, Henle, Mayer.) In der Höhe des Ursprunges der A. pharyng. asc. kommen dann nutritive Gefässe aus der Art. carotis ext. (Portal, Verfasser); dieselben waren stets aufsteigend. Haller hat auch schon höher aus der Art. carotis ext. einen absteigenden Ast gesehen, der dem N. vag. Zweige zusandte. In einem Falle konnte ich auch einen Ast aus der Art. carotis int. abgehen sehen, der auf der dem Nerven entgegengesetzten Seite entsprang und durch einen 2 cm langen Verlauf um die Aussenseite der Carotis comm. herum in absteigender Richtung zum Nerven trat (T. VII 23). Zugleich mit diesem Aste entsprang noch ein Gefäss, welches zum Theil zur Ansa hypoglossi ging. Auch die Art. maxill. ext. liefert bisweilen nach Durchtritt unter dem M. digastricus und M. stylohyoideus einige Aeste zum Vagus (Portal). Quénu und Lejars (1, 2) beschreiben Arterien für diesen Nerven, welche aus der Art. thyreoidea sup. stammen. Diese Art der Versorgung scheint mir aber eine grosse Seltenheit zu sein. Aus der Abbildung des betreffenden Falles zu schliessen, müssen ganz abnorme Verhältnisse vorgelegen haben. Mehrfach habe ich dagegen aus der Art. sternocleidom. sup. einen starken Ast zu dem Nerven treten sehen (T. VI 13—15). Dieser Ast war stets absteigend, ziemlich lang (1 bis 2 cm) und im Nerven lange zu verfolgen. Regelmässig sieht man aus der Art. thyreoid. inf. einen oder mehrere Aeste zum Nerven treten. (Walter, Haller, Quénuund Lejars (1, 2), Verfasser). Meinen Beobachtungen nach sind sie stets einfach aufsteigende und nicht allzu lange Gefässe (T. VI 14); nie habe ich sie auch nur annähernd so komplicirte Wege verfolgen sehen, wie sie Quénu und Lejars (2) abbilden. In einem meiner Fälle (T. VI 14) war eine stark ausgeprägte Anastomose mit einem Zweige aus der Art. sternocleidomast. sup. zu

konstatiren. Während seines Verlaufes vor und unter dem Aortenbogen resp. der Art. subclavia bezog der N. vagus schwache, bis 1 cm lange aufsteigende Gefässe aus den Aa. bronchiales; schon Haller beschreibt einen Ast einer Art. bronchialis, welcher den N. vag. begleitete. Quénu und Lejars (2) bilden ein Gefäss ab, welches aus der Aorta entspringend allein zum Vagus und zum N. recurrens verlief. Ob dasselbe wirklich aus der Aorta stammte und nicht vielmehr ein Ast einer Art. bronch. war, möchte ich auf Grund der mangelhaften Zeichnung wenigstens als fraglich hinstellen. Nach Arnold erhält der Vagus auch Zweige aus den Aa. mediastinales post. Während des Verlaufes des Vagus am Oesophagus senden die Aa. oesophag. unbedeutende Aeste in den Nerven.

Der N. recurrens bezieht seine Gefässe hauptsächlich aus der Art. thyr. inf. (Quénu et Lejars (2) Verfasser) und der Art. laryng. inf. Die Nervengefässe waren stets nur klein. Der N. laryng. sup. wird durch die Art. thyr. sup. und die Art. laryng. sup. mit schwachen, absteigenden Aesten versorgt.

XI. N. accessorius.

Der Wurzelstamm des N. XI. erhält nach Sömmering Gefässe aus der Art. vertebralis. Beim Austritt aus dem For. iugulare findet die Ernährung durch die Art. mening. post. statt. (Arnold, Sömmering, Cruveilhier, Verfasser). Die Aeste zum Nerven sind bisweilen ziemlich bedeutend und treten meist in Bogen zu ihm, also absteigend an ihn heran. Auf der Strecke vom unteren Rande des M. sternocleidomastoideus bis zum Rande des M. trapezius, wo der Nerv oberflächlich verläuft, treten zahlreiche Zweige aus den Rr. cutanei der Art. cervic. superfic. in ihn ein. Unter dem M. trapezius erhält der N. access. gewöhnlich noch einen oder mehrere Aeste aus der Art. transv. colli oder ihrem Ram. supraspinatus.

XII. N. hypoglossus.

Die Wurzel des N. hypogl. erhält Gefässe aus der Art. spin. ant. und post. (Haller). Weiterhin treten Zweige aus der Art. cerebelli inf. post. zu dem Nerven. (Haller, Mayer.) Nach Portal verlaufen dann noch aus dem Ram. ad eminentiam pyramid. der Art. vertebralis ein oder zwei Aeste zu den Wurzeln des N. XII. und begleiten ihn bis ausserhalb des Schädels. Nach dem Austritt aus demselben erhält der Nerv seine Gefässe aus der Art. mening. post. (Ram. mening. der Art. pharyng. asc.) (Arnold, Mayer, Haller, Sömmering, Verfasser.) Die Aeste sind zum Theil aufsteigend, zum Theil absteigend. Sömmering beschreibt einen Ast zum N. hypogl., der mit ihm aufsteigend durch das For. condyl. ant. in die Schädelhöhle tritt. Beim Uebertritt über die Art. occip. erhält der Nerv bisweilen einen feinen ab-

steigenden Ast (Weber, Verfasser), häufiger aber aus der Art. sternocleid. aus der genannten Arterie, welche auch dem Ram. desc. des Hypoglossus meist einen absteigenden Ast zusendet. (T. VII 24). Die Ansa hypoglossi soll bei den Cervicalnerven besprochen werden. Beim Verlaufe über die Art. maxill. ext. und mit der Art. ling. kann aus jeder der beiden Arterien ein Ast, und zwar nach meinen Beobachtungen stets ein absteigender, zu dem Nerven treten. Die Endverzweigungen desselben in der Zunge erhalten zahlreiche Gefässe aus der Art. prof. ling.

II. Kapitel.

Arterien der Rückenmarksnerven.

Wurzeln und Intervertebralganglien.

Die Arterienversorgung der Wurzeln und Intervertebralganglien der Nm. spinales lässt sich in ein Schema zusammenfassen, das, als für alle Spinalnerven gültig, vorausgeschickt werden soll. Es werden später jedoch bei Besprechung der einzelnen Gruppen noch speciellere Angaben folgen.

Für die Arterien der Nervenwurzeln der Nn. spinales gilt nach Kadyi folgendes. Von ausserhalb des Rückenmarkkanales mit den Nn. spin. zum Rückenmarke vordringende Arterien, die Aa. nervo-medullares (Rr. medullae spinalis), theilen sich in 2 Zweige, welche die vordere und hintere Nervenwurzel begleiten. (Arteriae radicales anteriores et posteriores medullae spinalis.)

Diese Gefässe sorgen für die Ernährung der Nervenwurzeln, und zwar entweder, indem sie zu denselben Aeste abgeben, oder indem sie sich ganz in den Nervenwurzeln auflösen. Meist ist nur eine Art. radic. ausgebildet und giebt Aeste an die entsprechende Nervenwurzel ab, erscheint also als Fortsetzung des Stammes der A. nervo-medullaris, während die andere Art. radic. nur rudimentär entwickelt ist und sich in ihrer entsprechenden Nervenwurzel auflöst, ohne zum Rückenmarke zu gelangen. Bisweilen sind beide Aa. radicales rudimentär, „sodass das Verzweigungsgebiet derselben bloss auf die Nervenwurzeln beschränkt ist."

Dieselben Rami medullae spinalis sorgen auch für die Ernährung der Intervertebralganlien (Haller, Rüdinger etc., Verfasser [T. T. VI 16—21; IX 51—56; X 61—72; XIII 107—114.]). Das Gefäss liegt entweder dem Ganglion auf oder ist in Theile desselben eingebettet und giebt nach allen Seiten hin feinere und gröbere Aeste zu demselben. Bisweilen lösen sich die Rami medullae spin. schon im Ganglion auf. (Haller, Verfasser). Die gröberen Zweige sind stets aufsteigend. Beim Fehlen eines eigentlichen R. med. spin. treten eine Reihe

feiner, aufsteigender Aeste aus dem Ram. spin. zum Ganglion, seltener aus dem Ram. dorsalis. In Betreff der Zahl der Rr. medullae spin. und ihres Ursprunges kann ich wohl auf die Untersuchungen Rüdinger's verweisen.

A. Cervicalnerven.

Die Wurzeln und Ganglien der Nn. cervicales erhalten nach dem beschriebenen Modus ihre Gefässe meist aus den Rr. medullae spin. der Art. vertebralis mit Ausnahme der beiden untersten Cervicalnerven, des N. cerv. VII. und N. cerv. VIII., bei welchen an Stelle der Art. vertebralis meist andere Arterien die Rr. medullae spin. aussenden. (T. VI 20, 21; VII 27, 28.) Aber auch die übrigen Nn. cerv. können für ihren Anfangstheil durch Rr. med. spin. anderer Arterien versorgt werden. Es lässt sich hierüber nach Untersuchungen von Haller, Cruveilhier, Sömmering, Portal, Verfasser etc. Folgendes sagen. Der zum N. cerv. I gehörige R. medull. spin. kommt stets aus der Art. vertebralis. (Cruveilhier, Sömmering, Haller, Verfasser). der zum N. cerv. II gehörige meist aus der Art. vertebralis, seltener aus der Art. thyr. inf. (Haller), der für den N. cerv. III aus der Art. vertebralis oder Art. thyr. inf. (Haller) oder Art. transversa colli (Haller) oder schliesslich der Art. cerv. asc. (Meckel), der für den N. cerv. IV aus der Art. vertebralis oder Art. thyr. inf. (Haller), Art. cerv. asc. (Arnold), Art. transv. colli (Haller), für den N. cerv. V aus der Art. vertebralis, Art. thyr. inf. (Haller), Art. cerv. asc. (Arnold), Art. transv. colli (Haller), Art. cerv. superf. (Verfasser [T. VII 27]), der für den N. cerv. VI aus der Art. vertebralis, Art. thyreoid. inf. (Haller, Verfasser [T. VII 28]), Art. cerv. asc. (Arnold, Verfasser [T. VII 27]), Art. cerv. prof. (Haller), für den N. cerv. VII aus der Art. cerv. prof. (Haller, Arnold, Henle, Luschka, Verfasser [T. VII 27]), Art. thyreoid. inf. (Haller), für den N. cerv. VIII aus der Art. cerv. prof. (Haller, Arnold, Henle, Luschka, Verfasser [T. VII 27, 28]).

Die Rami dorsales der Nn. cerv. erhalten ihre Gefässe aus den Rr. dorsal. der die Rr. spin. liefernden Arterien. Diese Rr. dors. begleiten entweder selbst den Nerven und geben Aeste an ihn (T. VI 17), oder ein Nebenast des R. dors. begleitet und ernährt den Nerven (T. VI 16, 17). Wenn der R. dors. ein Ast des R. spin. ist, gelten dieselben Regeln (T. VI 19, 20). Die zum Nerven tretenden Gefässe sind fein, kurz und stets absteigend. Doch habe ich auch einen starken, 1 cm langen, absteigenden Ast direkt aus der Art. vertebralis zum R. dors. des N. cerv. III treten und sich vollständig in ihm auflösen sehen (T. VI 17). In diesem Falle erfolgte später noch Versorgung aus dem R. dors. der Art. vertebr., welcher eigentlich zum R. dors. nervi cerv. IV gehörte, indem dieser Arterienzweig zur Begleitung

des Ram. dorsal. nervi III emporgestiegen war (T. VI 16, 17). Der Ernährungsast aus der Art. vertebr. zu diesem Ram. dors. konnte wohl als ein rudimentärer R. dors. der Art. vertebr. aufgefasst werden, da ein normaler fehlte. Die Verzweigungen der Nerven zur Haut erhalten ihre Gefässe aus den Hautarterien ihres Verbreitungsgebietes. Der Ram. dors. nervi cerv. II, der N. occip. maior, bezieht, sobald er in das Gebiet der Art. occip. tritt, seine Gefässe aus ihr oder ihren Zweigen. Ich habe hier sehr viel aufsteigende Aa. nutritivae beobachten können. In einem Falle sandte der R. cervic. prof. sup. einen bedeutenden, 1 cm langen, aufsteigenden Ast zum Nerven.

Die Arterienversorgung der Rami anteriores der Nn. cervic. findet in deren Anfangstheil im Allgemeinen durch die Rr. spin. der oben als Quellen der Rr. medull. spin. genannten Arterien statt, indem aus denselben meist ein oder mehrere stärkere, absteigende Aeste zum Nerven treten (T. VI 18, 20, 21), seltener aufsteigende Aeste (T. VI 16, 19). Bisweilen begeben sich auch aus den Stammarterien der Rr. spin. direkt absteigende Aeste zu den Nerven (T. VI 17). Keineswegs aber erhalten die Nn. cerv. stets sämmtlich aus den Rr. spin. der betreffenden Arterien Gefässe.

Es sollen zunächst die weiteren Aa. nutritivae der vier obersten, zum Plexus cervicalis zusammentretenden Cervikalnerven besprochen werden.

Der Plexus cervicalis erhält seine Gefässe, wenigstens in seinem unteren Theile, regelmässig aus der Art. cervic. asc., indem kleinere oder grössere, auf- und absteigende Aeste aus ihr und ihren Zweigen zu den Nerven treten (T. VI 22). Für den N. cerv. I habe ich jedoch nie einen besonderen Ast finden können. Die oberen 2—3 Cervicalnerven werden noch durch den Ram. praevertebr. der Art. pharyng. asc. versorgt (Cruveilhier, Henle, Quain, Verfasser), welche auch die Verbindungsäste der Cervikalnerven mit dem Ganglion cerv. supr. ernähren (T. XV 125). Erwähnenswerth wäre hier wohl auch die ziemlich konstant zwischen dem R. praevert. der Pharyng. asc. und der Art. cerv. asc. sich vorfindenden Anastomose, welche ebenfalls den Nerven, welche sie kreuzt, Aeste zusenden kann (Cruveilhier, Verfasser [T. XV 125]). In einem Falle erhielt der N. cerv. IV einen starken, aufsteigenden Ast aus der Art. cerv. superf.

Die am Rande des M. sternocleidom. hervortretenden Aeste des Plexus cerv. erhalten zahlreiche stärkere und schwächere Gefässe aus gleichfalls hier emporsteigenden Hautarterien (Quénu und Lejars (2), Verfasser). Dieselben stammen zum grössten Theil aus der Art. cerv. asc. Im weiteren Verlaufe werden die Nerven wie folgt ernährt.

Der N. occip. min. wird durch Aeste aus den begleitenden und gekreuzten Rami cutanei der Art. cervic. superfic. versorgt, gegen Ende besonders aus Zweigen der Art. occipitalis.

Der N. auric. magnus wird ebenfalls durch Hautarterien seines Verbreitungsgebietes ernährt, also durch Zweige der Art. cervic. superf., Art. occipitalis und Art. auric. post. In einem Falle trat ein starker, 2 cm langer, absteigender Arterienzweig aus einem den M. sternocleid. durchbohrenden Aste der Art. sternocleidom. sup. zu ihm. Die Nn. subcutanei colli med. et inf. erhalten Gefässe aus Hautästen der Art. cervic. superf. Den Nn. supraclaviculares werden nutritive Arterien vor Allem durch Zweige der Art. cervic. superfic. zugeführt (T. VII 25). Dieselben sind auf- und absteigend und bisweilen ziemlich lang. In einem Falle (T. VII 25) wurde ein Nervenzweig von einem 3 cm langen, absteigenden Aste der Cervic. superf. versorgt. Die Endäste der Nn. supraclavicul. werden durch die Art. subcut. supraclavicularis ernährt. Der N. cervic. desc. erhielt Gefässe stets erst bei Bildung der Ansa hypoglossi. Dieselbe wurde ernährt durch Aestchen der Art. sternocleidomast. sup. oder der Art. carot. communis. In einem Falle (T. VII 24) begleitete ein 3 cm langer Zweig der Art. sternocl. sup. den N. cerv. desc. und spaltete sich in zwei Aeste, um mit denselben in zwei aus der Ansa hervorgehende Nervenstämmchen absteigend einzutreten. Die Aeste waren noch lange in den Nerven verfolgbar. Beim Verlauf an dem oberen Winkel der Ansa traten aus dem Begleitgefässe vier starke, 2—3 mm lange, aufsteigende Aestchen in den Ram. desc. cervicalis. In einem anderen Falle (T. VII 23) entsprang aus der Art. carotis comm. ein Gefäss gemeinsam mit einem zweiten für den N. vagus. Das erstere lief unter der Ansa durch, nachdem es einen starken, nach oben konvexen Bogen gebildet hatte, und begab sich mit dem Nervenzweige für den M. omo-hyoid. zu dem Muskel. Auf diesem Wege, welcher etwa 6 cm lang war, trat ein Aestchen aus dem Gefäss, welches sich sofort in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast theilte, von denen der erstere zur Wurzel der Ansa, der letztere zu dem für den M. sternohyoid. und M. sternothyr. bestimmten Nervenzweig trat. Das den zum M. omohyoid. verlaufenden Nerven begleitende Stammgefäss gab an denselben einen absteigenden 3 mm langen Ast. Eine Versorgung durch die Art. carot. commun. habe ich zwei Mal gesehen, die andere Art drei Mal; in den nicht beschriebenen Fällen traten kurze Zweige auf- oder absteigend zur Ansa.

Der N. phrenicus erhält in dem Halstheile seine Gefässe aus der Art. cerv. asc., und zwar sind dieselben meist absteigend. Beim Eintritt in die Brusthöhle und während er die Art. mammaria int. begleitet, treten direkt aus derselben kurze, feine, auf- oder absteigende Aeste zum Nerven (T. VII 26). In einem von Haller beobachteten Falle gab die Art. thymica, welche aus der Art. subclavia entsprang, dem N. phrenic. einen Zweig. Haller erwähnt weiter eine Art. comes nervi phren. aus dem Ram. thym. der Art. mamm. int. Portal be-

schreibt dann noch nutritive Gefässe für den N. phren. aus der Art. pericardiacophrenica. Ich sah einmal ein aufsteigendes 2 mm langes, starkes Gefäss aus dieser Arterie kurz vor Zutritt zum Zwerchfell in den Nerven eintreten und mit einem zweiten, 2 cm langen absteigendem Gefäss im Nerven anastomosieren, welches 12 cm höher oben eingetreten war, ohne dass ich jedoch seine Quelle feststellen konnte. Portal giebt ferner einen kleinen Ast der Art. carot. int. an, welcher den Verbindungsast des N. phrenic. mit dem N. symp. begleiten soll, ohne jedoch von einer Abgabe von Aesten an den Nerven zu sprechen. Eine sehr interessante Nervenarterie fand ich in einem Falle, die für den Verbindungsast des N. phrenic. mit dem N. subclav. bestimmt war (T. VII 26). 2 cm unterhalb ihres Ursprunges sandte die Art. mammaria int. einen feinen, rückläufigen Ast aus, welcher sich über den N. phrenic. hinweg zu dem genannten Verbindungsaste begab und in ihn in der Richtung zum N. subclavius hin eintrat. Dieser Arterienzweig bildete keinen Bogen und hatte eine Länge von 2 cm. Im Nerven war er noch lange zu verfolgen.

Bei den zum Plexus brachialis zusammentretenden Nn. cerv. sei auch gleich der N. thor. I, soweit er zum Plexus gehört, mitbesprochen. Die Pars supraclavicularis des Plexus erhält bald mehr, bald weniger Gefässe (T. VII 26, 27). Für die Ernährung desselben liefert vor allem die Art. cervic. prof. und Art. cerv. asc. Zweige, ausserdem die Art. cerv. superf. (Mayer, Verfasser) und Art. transv. colli, seltener noch die Art. transv. scapulae. Im Allgemeinen versorgt die Art. cerv. asc. und superfic. mehr die cranial gelegenen Nerven, den N. cerv. V und VI, die Art. cerv. prof. mehr die caudal gelegenen, den N. cerv. VII, VIII und N. thor. I. Dieser Theil des Armgeflechtes erhält auch bisweilen Zweige aus der Art. intercostalis supr. (Mayer, Verfasser). Die aus den genannten Arterien hier zu den Nerven tretenden Aeste sind zum Theil aufsteigend, zum Theil absteigend. Besonders häufig treten aus den Rami spin. der Stammarterien Aeste zu den Nerven. Im Allgemeinen sind die absteigenden Gefässe stärker und länger und oft im Nerven weit verfolgbar (T. VII 28). Einmal sah ich einen 25 mm langen Ast aus der Art. cervic. prof. kommen, der den N. cerv. VIII begleitete und sich dann gabelförmig theilend in den N. cerv. VII und N. cerv. VIII trat, wobei der Zweig für den letzteren auch noch etwa 2 cm lang war (T. VII 27). In einem anderen Falle (T. VII 28) konnte ich einen Zweig der Art. transv. scapulae beobachten, der in den N. cerv. V mit starkem Kaliber eintrat, 1 cm in ihm verlief, um in dem Winkel, welchen der N. subclavius mit dem N. cerv. V bildete, mit unmerklich geschwächtem Kaliber auszutreten und zur Muskulatur zu verlaufen. Dieser Zweig gab beim Eintritt im N. cerv. V einen feinen, aufsteigenden Ast ab und beim Austritt einen absteigenden, der noch einen Zweig zum N. cerv. VI sandte. Die

Versorgung des Plexus durch die Art. transv. scapulae (T. VII 28) erwähnt auch schon Walter.

Die Pars infraclavicularis des Plexus brachialis wird meinen Beobachtungen nach sehr spärlich mit Arterien versorgt. Quénu und Lejars (2 Fig. 15) bilden dagegen eine sehr reichliche Vascularisation ab. Die Hauptblutzufuhr erfolgt aus der Art. axillaris Haller, Weber, Arnold, Portal, Sömmering, Henle, Quénu und Lejars (2), Verfasser [T. VII 29; T. VIII 30, 31]). Die Aeste treten direkt aus der Axillaris aus und begeben sich in meist längerem Verlaufe (1—2 cm) zum Plexus. Die Aeste sind fast ausnahmslos mit dem Stammgefäss gleichläufig, in ihrem Kaliber wechselnd, häufig aber recht stark (T. VII 29). Die Zahl der aus der Axillaris entspringenden Nervenarterien beträgt etwa 3—4. Eine bestimmte Verteilung wird nicht eingehalten, nur scheint der Winkel der Medianusschlinge ein bevorzugter Eintrittspunkt für nutritive Gefässe zu sein (T. VII 29; T. VIII 31). Ausser der Art. axill. liefert noch die Art. subscapularis Gefässe für den Plexus brachialis (Portal, Verfasser [T. VII 29; T. VIII 30]), und zwar auf- und absteigende.

Es seien nun die aus dem Plexus austretenden Nerven besprochen. Den N. subclavius habe ich nur 2 mal von besonderen Arterien versorgt gefunden. In dem ersten Falle (T. VII 29), in welchem der M. subclavius sich bis zum Acromion erstreckte und sein Nerv sehr weit lateral in ihn eintrat, verlief die Art. subscapularis mit einem starken Bogen durch die Endgabelung des Nerven und gab kurz vorher einen kleinen absteigenden Ast zu ihm. In dem zweiten Falle (T. VII 26) erhielt nur der Verbindungsast des Subclavius mit dem Phrenicus einen sehr langen, aufsteigenden Ast aus der Art. mamm. int. Diesen Fall habe ich bereits bei Besprechung der Arterien des N. phrenic. genau geschildert. Die Nn. thoracales ant. erhalten Gefässe aus der Art. thoracoacrom. und zwar auf- und absteigende. In einem Falle (T. VII 29) trat in die Wurzel eines der Nn. thoracales ant. ein Gefäss, welches aus einem von der Art. axillaris kommenden Ernährungsaste des Plexus brachialis stammte. Der N. thor. lat. erhält seine Nahrung von der gleichnamigen Arterie durch feine Aestchen zugesandt. Einmal sah ich auch solche an seiner Wurzel aus der Art. transversa scapulae zu ihm treten. Die Nn. subscapulares erhalten Gefässe aus der Art. thor. lat. Der N. axillaris wird versorgt durch Aeste aus der Art. circumfl. humeri post., sein Ram. cut., der N. cut. brachii lat., durch den Ram. deltoid. der Art. circumfl. humeri post. Der N. suprascapularis empfängt seine Zweige aus dem Stamm und begleitenden Aesten der Art. transversa scap. Der N. dors. scapulae erhielt in 2 Fällen einen stärkeren Zweig aus der Art. transv. scapulae, in den übrigen nur gegen Ende seines Verlaufes Aeste aus der Art. dors. scap. Den N. musculo-

cutaneus sah ich an seinem Ursprunge in einem Falle durch ein aus dem Plexus stammendes Gefäss, das von der Art. subscap. entsprungen war, ernährt, indem dasselbe in der Nervenmasse des Plexus mit einem Zweige in den N. musculocut. hineinverlief (T. VIII 31). Auf seinem Verlaufe unter dem M. biceps wird der Nerv hauptsächlich durch Zweige aus Muskelästen der Art. brachialis, seltener durch Aeste direkt aus der letzteren versorgt. In einem Falle betrug die Strecke des Nerven vom Ursprung bis zur ersten Arterienversorgung 38 cm. Die nutritiven Gefässe sind meist absteigend. In der Ellenbeuge treten öfters Gefässe aus der Art. plicae cubiti zu ihm, meist jedoch aus der Art. recurrens radialis. In einem Falle (T. VIII 32) sah ich aus einer Anastomose der beiden genannten Gefässe im oberen Theile einen aufsteigenden, im unteren Theile einen absteigenden, bogenförmig verlaufenden Ast zum Nerven treten. Als N. cut. antibrachii lat. wird der Nerv durch Rr. cutanei der Art. radial. und Art. recurr. rad. ernährt.

Der N. medianus wird, wie schon früher erwähnt, häufig an seinem Ursprunge mit einem aus der Art. axill. stammenden, absteigenden, stärkeren, oder schwächeren Gefässe bedacht (T. VII 29; T. VIII 31). Am Oberarm erhält der Nerv etwa 5—10 meist stärkere Zweige aus der Art. brachial. (Weber, Portal, Haller Quénu und Lejars (2) Verfasser [T. VIII 35]). Dieselben sind meist absteigend und theilen sich deutlich in auf- und absteigende Aeste. Ziemlich regelmässig giebt die Art. bicipit. absteigende, feinere Aeste. zum Nerven (T. VIII 34). An der Ellenbeuge sendet fast konstant die Art. collat. uln. inf. einen Ast zu ihm (Quénu Lejars (2), Verfasser [T. VIII 36]), meist auch noch die Art. brachialis (T. VIII 36). Nach Gruber (1) kann auch die Art. plicae cubiti superf. einen Zweig zum N. med. geben. Am oberen Theil des Unterarmes ist die Art. comes nervi med. für die Ernährung bestimmt. Die Art. mediana ist in der Regel nur eine dünne, lange, oft bis zur Handwurzel absteigende Arterie, die sich seltener ganz in dem Nerven auflöst, (T. VIII 38, 40), meist nur zum Theil zum Nerven, zum Theil zur Muskulatur tritt (T. VIII 39). Oft sendet sie nur ganz feine Zweige zum Nerven. Die für den Nerven bestimmten Zweige resp. der Stamm der Arterie begeben sich an die Vorderfläche des Nerven. Der Stamm der Mediana tritt, falls er sich nicht im Nerven auflöst, häufig in die Vorderseite des Nerven ein, durchbohrt ihn und tritt dann an der hinteren Fläche aus, um zur Muskulatur zu verlaufen (Cruveilhier, Gruber (1)). Die Art. mediana kann entspringen aus der Ar. interonea comm., der Art. interossea int., der Art. ulnar. oder einem Ram. musc. ad musc. flex. digit. subl. (Gegenbaur, Verfasser [T. VIII 38—40]). In einem Falle (T. VIII 38) trat aus der Art. recurr. uln., Art. ulnar. und Art. interossea int. je ein absteigender Ast zum Nerven, von

denen die beiden letzteren in demselben anastomosirten. Die Versorgung aus der Art. recurr. uln. erwähnen auch Quénu u. Lejars (2). Im weiteren Verlaufe bis zur Handwurzel übernimmt die Art. radial. die Versorgung (Haller, Quénu und Lejars (2), Verfasser [T. VIII 37]). Die Aeste sind meist absteigend, treten aber auch senkrecht zum Nerven; stets theilen sie sich deutlich in einen auf- und einen absteigenden Ast. Haller erwähnt noch eine Versorgung aus einem anastomotischen Verbindungsaste zwischen der Art. radial. und Art. uln. gleich nach Abgang der Art. recurr. uln. Am Ende des Unterarmes findet man bisweilen einen aus der Art. uln. zum Medianus tretenden Ast, der mit einem oberhalb dieser Stelle von der Art. radial. zum Nerven gesandten Zweige im Nerven anastomosirt (Haller, Verfasser [T. VIII 37). Der Ast aus der Ulnaris tritt kurz oberhalb des Lig. carpi volare transv. zum Nerven (Haller, Verfasser). In der Hohlhand erhält der N. med. stets aufsteigende Gefässe aus dem Arcus vol. superfic. (Quénu und Lejars (2) Verfasser [T. VIII 41]) oder sekundären Anastomosen des Arcus. Die Aestchen sind stets nur fein und treten meist in die Stämme der Nn. digit. vol. ein, in denen sie aufsteigen. Diese Nerven erhalten aus derselben Quelle auch absteigende Zweige, jedoch nicht jeder Nerv einen Ast für sich. Die weitere Versorgung erfolgt durch die Arteriae digit. vol. comm. (Arnold, Verfasser) und deren Aeste, soweit sie die Aeste der Nerven begleiten. An den Fingertheilen erhalten die Nerven besonders viele Gefässe, deren Verlauf wechselnd auf- und absteigend ist. Die Gefässe sind meist ziemlich stark und bilden viel Anastomosen in den Nerven. Der Ast des N. medianus zum Daumenballen erhält Zweige durch einen begleitenden Ast aus dem Ram. superf. der Art. radialis. Der N. interosseus volaris aus dem N. med. wird durch die gleichnamige Arterie versorgt.

Der N. cutaneus brachii medialis wird durch Rr. cutanei der Art. brachialis und Art. prof. brachii ernährt. Der N. cut. antibrachii medialis erhält in seinem oberen Theile Aeste aus Muskelarterien, die der Art. brachialis entstammen, in der Ellenbeuge aus den Rr. cutanei der Art. brachialis, ferner aus der Art. plicae cubiti superf. und schliesslich aus den Rr. cut. der Art. ulnaris. In einem Falle (T. VII 29) sah ich ihn einige Centimeter nach seinem Ursprunge aus einer Muskelarterie für den M. pector. maior, die aus der Art. axill. stammte und gemeinsam mit einem Aste für den Medianus entsprungen war, einen starken, kurzen, absteigenden Ast erhalten. Dreimal gab auch noch die Art. bicipitalis einen absteigenden Zweig zum Nerven (T. VIII 34). Der Ram. vol. erhielt stets reichlich Gefässe aus den Rr. cutan. der Art. ulnar., in einem Falle (T. VIII 36) aus Muskelästen der Art. brachial. zum M. pronator teres einen aufsteigenden und einen absteigenden feinen Ast.

Der N. ulnaris erhält bisweilen beim Abgang aus dem Plexus brachialis ein absteigendes Gefäss aus der Art. axillaris (T. VIII 31). Der obere Theil des Ulnaris wird, solange er nahe der Art. brachialis verläuft, selten aus ihr direkt, meist aus Muskelästen derselben versorgt. Mehrmals sandte ein Ram. musc. ad musc. tric. einen absteigenden Ast zum Nerven, der in einem Falle (T. IX 43) ziemlich lang war ($2^1/_2$ cm). Dies Gefäss trat 12 cm nach Abgang des N. uln. vom Plexus zu dem Nerven. Meist sendet dann erst die Art. collat. uln. sup. oder einer von deren Aesten Ernährungsgefässe zum Nerven (Weber, Verfasser [T. IX 44]), sodass oft lange Strecken (13 cm) desselben ohne neue Gefässe erscheinen. Gewöhnlich waren die Aeste der Collat. uln. sup. aufsteigend. In der Ellenbeuge treten aus der Art. recurrens uln. ein oder mehrere Zweige zum Nerven (T. IX 45), die bald aufsteigend, bald absteigend sind. Eigenthümlicherweise fand ich am Epicondylus mehrfach die feineren Gefässe des Nerven besonders gut injicirt (T. IX 45). Einmal sandte auch ein Ram. musc. ad musc. flex. carpi uln. ein starkes absteigendes Gefäss zu ihm. Die folgende Strecke am Unterarm wird stets durch Aeste direkt aus der Art. ulnaris in Abständen von etwa 2 cm ernährt. Der Ram. volaris manus des Nerven erhielt Zweige aus der Ulnaris, in einem Falle sogar aus dem R. carp. dors. der Ulnaris, die sich um die Ulna herumschlangen, um den Nerven zu erreichen. Die gleiche Arterie sendet dem Ram. dorsalis manus des Nerven Aeste zu; seine Endäste werden durch kleine Gefässe aus den entsprechenden Aa. metacarpeae dors. und deren Zweige ernährt. Das Ende des Stammes des N. uln. erhält aus dem Stamm der Ulnaris oder noch aus deren Ram. vol. prof. Gefässe (T. IX 46). Der letztere Ast versorgt auch noch weiter den Ram. prof. des Nerven. Der Ram. superfic. wird durch den Arcus vol. sublimis ernährt. Die Nn. digit. vol. aus dem Ulnaris werden durch die gleichnamigen Arterien wie die gleichen Aeste des N. med. versorgt (Arnold, Verfasser).

Der N. radialis erhält bisweilen gleich nach Abgang vom Plexus brachialis ein absteigendes Gefäss aus der Axillaris (T. VIII 31). Eine regelmässige Versorgung tritt erst eine Strecke unterhalb des Plexus aus der Art. brachialis und hauptsächlich deren Muskelästen sowie aus der Art. prof. brachii ein. Mehrfach betrug die Länge des N. radialis vom Ursprung bis zur Eintrittsstelle der ersten Art. nutrit. 8—10 cm. Die Versorgung am Oberarm ist meist auf wenige, aber starke Arterien beschränkt. Von Muskelarterien sah ich folgende aus der Art. brachial. stammende zum Nerven auf- oder absteigende Aeste geben: Rami musc. ad musc. tric., (T. IX 47, 50) Rr. musc. ad musc. brach., Ram. musc. ad musc. brachioradial. Der mittlere und untere Theil des N. radialis am Oberarm wird besonders durch die Art. prof. brachii ernährt. Solange diese Arterie den Nerven begleitet, sendet

sie zahlreiche auf- und absteigende Aeste in denselben. (Haller, Verfasser.) Einmal sah ich folgenden Fall (T. IX 48). Es bestand neben der gewöhnlichen Art. prof. brachii eine starke Art. prof. brachii accessoria, welche kurz unter der ersten aus der Brachialis entsprang. Dies accessorische Gefäss begleitete wie die eigentliche Art. prof. den Nerven bis nahe zum Ende des Oberarms. Während die Art. prof. access. zahlreiche Aeste zum Nerven gab, die zum Theil recht stark waren (T. IX 49), betheiligte sich die eigentliche Art. prof. bis nahe zum Ende ihres Verlaufes nicht mit einem einzigen Zweige an der Ernährung des Nerven, obgleich sie ganz nahe an demselben lag. Erst als der Nerv sich dem Epic. lateralis näherte, trat die Art. prof. access. von ihm ab in den oberen Theil des M. supin. long. und M. ext. carpi rad. long. und liess die Art. prof. vera den Nerven versorgen. Die gleichen Bedingungen galten für den N. cut. antibrachii dors. (T. IX 48). In normalen Fällen wird auch er in seinem oberen Theile durch die Art. prof. brachii und deren Zweige ernährt, im unteren Theile durch Hautäste der Art. interossea dorsalis. Der N. cut. brachii post. erhält im Anfang Zweige aus Aesten der Art. circumfl. humeri post., später aus Rr. cut. der Art. collat. rad. Der Ram. superf. des N. radialis empfängt in seinem oberen Theile Gefässe aus der Art. recurr. radial., dann aus kleineren Muskelarterien der Art. radialis. Nach Durchbohrung der Fascie wird der Nerv durch Hautarterien aus der Art. radialis, dann aus den Aa. metacarpeae dors. I—III und deren Aesten versorgt. Der Ram. profundus des N. radial. bezieht nutritive Gefässe aus der Art. recurrens radial. und der Art. interossea dors. Gruber (2) berichtet folgendes: „In dem Kanal des Musc. sup. brev. für den R. prof. nervi radialis dringen konstant 2 Arteriolae descendentes und ascendentes; oder doch eine stärkere Arteriola descendens und ascendens, die sich aber immer und früher oder später in 2 theilen. Jede Arteriola schickt gröbere und feine Zweige um M. supinator, feinste Zweige zum Nerven und endigt mit einem schwachen Zweige zur Anastomose mit einem ähnlichen, der an derselben Seite des Nerven entgegenlaufenden Arteriola. Dadurch wird der Nerv, solange er im genannten Kanale verläuft, vom Anfang bis zum Ende, oder doch im grössten Theile der Länge desselben von einer doppelten Arterienanastomose, die die entsprechenden Venen neben sich hat, begleitet.“ Nach Gruber stammen diese Art. descendentes aus der Recurrens rad., die Art. ascendentes aus der Art. interossea dorsalis.

B. Thoracalnerven.

Für die Arterien der Wurzeln und Ganglien der Nn. thoracici gelten die zu Anfang des Kapitels vorausgeschickten Bemerkungen. Die Rami med. spin. stammen hier aus den Aa. intercostales, resp. der Art. intercost. supr. (T. IX 51—56). Der Ram. dors. wird durch den

Ram. dors. der betreffenden Art. intercost. ernährt (T. IX 51). Die Nn. intercostales erhalten zahlreiche Gefässe aus dem Aa. intercost. und den Rr. intercost. der Art. mamm. int. Besonders in dem mittleren Theile der Nerven sind sie sehr stark, aber kurz (1—3 mm) und treten häufig senkrecht zu denselben, um sich in einen gleich starken auf- und absteigenden Ast zu theilen; doch findet man auch absteigende und aufsteigende Aa. nutritiae. Im vorderen Theile der Nerven sind die Gefässe für dieselben meist nur schwach. Die Rr. perforantes der Nn. intercost. werden durch die Rr. perf. der Aa. intercost. und der Rr. sternales der Art. mammaria int., resp. die Art. musculo-phrenica versorgt (T. IX 57—60). Die Aa. nutrit. sind in Länge und Eintrittsrichtung sehr wechselnd, aber meist im Nerven gut verfolgbar und oft Anastomosen bildend. Der unterste N. intercost., der N. subcostalis, trägt seiner Arterienversorgung nach mehr den Charakter eines Lumbalnerven, indem sein Endtheil meist mit mehreren Lumbalnervenästen aus der Art. circumflexa ilium prof. ernährt wird, ja sogar bis über die Hälfte seiner Länge durch sie ausschliesslich versorgt werden kann (T. XI 82). Bisweilen wird sein Endtheil auch durch den R. iliac. einer Art. lumb., und zwar der Art. lumb. II oder III vascularisirt (T. XI 81). Selten sorgt nur die Art. subcostalis für seine Ernährung. Der N. intercostobrachialis erhält noch Zweige aus der Art. thoracalis long., bisweilen auch aus der Art. thoracoacromialis. Die Aeste waren stets absteigend, kurz und fein.

C. Lumbalnerven.

Die Wurzeln und Ganglien der Nn. lumb. erhalten in der früher angegebenen Weise ihre Gefässe durch die Rr. med. spin. der Aa. lumb. mit Ausnahme des N. lumb. V, bei welchem die Art. lumb. durch den R. lumb. der Art. iliolumb. ersetzt wird (T. X 62—66, 68—72).

Die Rr. dorsales werden durch Zweige aus den begleitenden Rr. dors. der genannten Arterien versorgt.

Zu den Rr. anteriores tritt häufig kurz nach Abgang vom Ganglion ein stärkerer, absteigender Zweig aus der zugehörigen Art. lumb. oder einem der Aeste derselben (T. X 68, 69, 74).

Der Plexus lumbalis ist wohl derjenige Nervenkomplex, welcher am reichsten mit Arterien bedacht ist. Jede Art. lumb. und Art. iliolumb. betheiligt sich an der Ernährung desselben, jedoch sind die einzelnen Gebiete nicht bestimmt begrenzt. Im Allgemeinen lässt sich sagen: Jede Art. lumb. ernährt den ihr zugehörigen N. lumb. bis zum Plexus lumb. und sendet noch Zweige in diejenigen Theile desselben, zu deren Bildung der Nerv beiträgt (T. X 73, 74; T. XI 75—80). Das Gleiche gilt für den R. lumb. der Art. iliolumbalis. Dass sich auch

die Art. iliac. ext. an der Ernährung des Plexus betheiligt, wie das Quénu und Lejars (2) angeben, habe ich nie gesehen; die von den Verfassern beigegebene Abbildung der Arterien des Plex. lumb. entspricht auch nicht annähernd den natürlichen Verhältnissen. Besonders regelmässig und reichlich wird nach meinen Beobachtungen die durch den N. lumb. III und N. lumb. IV gebildete Schlinge durch die Art. lumb. IV versorgt (T. XI 75—80; T. X 74). An den Arterien des Plexus kann man fast in jedem Falle die Eigenthümlichkeit beobachten, welche ich bereits in der allgemeinen Beschreibung erwähnt habe, dass nämlich Arterien von starkem Kaliber in die Substanz der Nerven eindringen, in ihnen verlaufen, theils mit Abgabe von Aesten an dieselben, theils ohne eine solche, und dann mit unmerklich geschwächtem Kaliber aus der Nervensubstanz wieder austreten (T. X 73, 74; T. XI 1), um sich zur Muskulatur zu begeben. Theilweise liegen freilich stark entwickelte Anastomosen zwischen Nervenarterien vor, wie ich sie einmal von besonderer Stärke zwischen solchen Gefässen aus der Art. lumb. IV und dem R. lumb. der Art. ilio-lumb. innerhalb des Plexus in der Höhe des N. lumb. IV und des Anfangstheiles des N. femoralis sah (T. X 74). Die Anastomose gab besonders im Innern des letzteren Nerven viel Zweige an denselben ab, sandte aber auch von Innen einen Zweig nach Aussen an die Muskulatur und gab von dem extraneuralen Theile je eine absteigende Arterie an den N. fem., N. obtur. und den Verbindungsast des N. lumb. IV und V. Einen anderen komplicirteren Fall habe ich bereits in der allgemeinen Beschreibung näher geschildert (T. X 73).

Von den aus dem Plexus lumb. hervorgehenden Nerven erhielt der N. ilio-hypogastricus besondere Gefässe erst, sobald er in das Verbreitungsgebiet der Art. circumfl. ilium prof. trat, und zwar waren dieselben meist aufsteigend (T. XI 83). Nur einmal konnte ich ein starkes, 2 cm langes, aus der eben erwähnten komplicirten Anastomose zwischen Art. lumb. I und II stammendes, aufsteigendes und für den N. ilio-hypog. bestimmtes Gefäss konstatiren (T. X 73). Der N. ilio-inguinalis erhält ebenfalls erst Gefässe beim Verlaufe im Gebiete der Art. circumfl. ilium prof. aus derselben (T. XI 83). Auch wenn Nerv und Stammarterie durch Muskulatur getrennt sind, treten noch Aeste aus perforirenden Zweigen der Art. circumfl. ilium prof. in ihn. Seine Endzweige werden durch die Rr. inguinales der Art. femor. versorgt. Für den Stamm des N. genitofemoralis habe ich nie besondere Gefässe gefunden. Von seinen Aesten habe ich den N. lumbo-inguinalis meist nur ausserhalb des Beckens durch Hautäste der Art. epig. superf. ernährt gesehen, sodass er meist die ganze Strecke im Becken ohne neu hinzutretende Gefässe verlief. In 3 Fällen sah ich jedoch aus einem R. musc. zum M. psoas aus der Art. iliac. comm. oder Art. iliac. ext., der diesen Nerven und den N. spermaticus

ext. kreuzte, feine absteigende Aeste zu beiden Nerven abgeben. Der N. sperm. ext. wird weiterhin durch die Art. sperm. ext. ernährt.

Der N. cutaneus femoris lateralis erhält im Becken eine eigene Art. nutrit. gleichfalls erst bei Kreuzung der Art. circumfl. ilium prof. (T. XI 83). Sobald er nach aussen durch die Muskulatur getreten ist, begleitet ihn regelmässig ein meist recht starkes Gefäss (T. XI 84—87). Dasselbe stammt am häufigsten aus der Art. circumfl. ilium prof. und tritt entweder zum grössten Theil in den Nerven oder zur anliegenden Muskulatur und Haut unter Abgabe von Aesten zum Nerven. Das Gefäss begleitet den Nerven oft auf eine lange Strecke, bis es ganz oder theilweise in ihn tritt (T. XI 84, 85); stets ist es absteigend. Es kann aber, wie ich in einem Falle sah (T. XI 87), auch aus anderer Quelle stammen, nämlich aus einem Ram. musc. ad musc. sartor. der Art. femoralis.

In diesem Falle war das Gefäss anfangs aufsteigend, theilte sich dann in einen schwächeren aufsteigenden und stärkeren absteigenden Ast, der den Nerven begleitete, und 2 absteigende Aestchen zu ihm sandte. Das eben beschriebene Gefäss könnte als Art. comes nervi cut. fem. lat. bezeichnet werden. Im Uebrigen wird der Nerv. noch durch Hautarterien aus den Aa. perforantes reich versorgt.

Der N. obturatorius wird, wenn er an seinem Ursprunge Gefässe erhält, was etwa in der Hälfte der Fälle vorkommt, durch Zweige der Art. lumb. IV ernährt (T. X 74; T. XI 76, 77). Er kann ferner vor dem Eintritt in das For. obtur. noch von dem R. lumb. der Art. ilio-lumb. Zweige bekommen (Portal, Verfasser [T. X 74]). Im Canalis obtur., seltener schon etwas vorher, und bis in seine Endverzweigungen wird der N. obtur. durch auf- und absteigende Aeste der Art. obtur. ernährt (Weber, Verfasser [T. X 88]). Einmal liess sich an den Endästen des Nerven zu den Adduktoren eine ausgedehnte Versorgung durch Zweige der Art. circumfl. fem. med. nachweisen.[1])

Der N. femoralis ist an seinem Ursprunge fast konstant mit Zweigen aus der Art. lumb. IV bedacht (T. XI 75—80; T. X 74). Die nächstfolgende Strecke bis in die Nähe des Lig. Poupartii wird meist durch den R. iliac. der Art. iliolumb. ernährt. In dem oben beschriebenen Falle einer Anastomose von Aesten der Art. lumb. IV. mit dem R. lumb. der Art. iliolumb. innerhalb des N. fem. (T. X 74), wurde noch, wie erwähnt, auch von ausserhalb des Nerven aus der Anastomose ein starker, absteigender Zweig zu demselben gesandt. In demselben Falle gab auch der Ram. iliac. der Iliolumb., nach-

[1]) In einer Arbeit von Durand et Commandeur: Notes anatomiques I, (Artères du nerf obturateur) werden als Ernährungsgefässe für den N. obtur. angeführt: Art. ileolumbalis, Art. glutaea.

dem er unter dem N. fem. hindurch verlaufen war, einen in der Richtung zum Nerven zurück und abwärts verlaufenden, starken Ast ab, welcher unter Spaltung mit einem Theile direkt zum M. psoas verlief, mit dem anderen in den N. fem. eintrat, etwa 1 cm im Bogen in demselben verlief, um dann in einem Theilungswinkel des Nerven mit ungeschwächtem Kaliber auszutreten und zum M. psoas zu verlaufen. Vorher hatte der Stamm der Arterie einen absteigenden, 5 mm langen Ast zum Nerven gegeben. In allen Fällen, die ich gesehen, entsprangen für diesen Theil des N. fem. im grossen Becken die Aa. nutritivae erst, nachdem der R. iliac. unter dem Nerven hindurchgetreten war, traten also immer von der lateralen Seite des Nerven an ihn heran (T. X 74; T. XII 94). Auch in einem Falle (T. XII 91), wo die Art. iliac. ext. einen bedeutenden R. iliac. lieferte, trat derselbe über den M. psoas, unter dem der N. fem. lag, hinweg und sandte dann einen starken Ast aus, der im Bogen um den M. psoas und den auf ihm liegenden N. ileolumb. verlief und von der lateralen Seite zum N. fem. trat. Kurz vor Eintritt in die Lacuna musc. oder in ihr erhält der Nerv konstant eine oder mehrere Aa. nutritivae (T. XII 95, 97, 100—103). Dieselben stammen aus einem starken Gefässe, das ich fast regelmässig an dieser Stelle fand und welches in der Nähe des Nerven 2—3 cm aufsteigend, oft nach vorher absteigendem Verlaufe schliesslich in einem meist scharfen Bogen umlenkte, um nun in den Iliopsoas einzutreten. Von der Höhe des Bogens oder in der Nähe desselben ging meist ein 5—10 mm langes, aufsteigendes Gefäss zum Nerven ab, selten noch von der gleichen Stelle ein absteigendes (T. XII 101). Bei doppelter Bogenbildung des Stammgefässes trat bisweilen auch von dem unteren Bogen ein absteigendes Aestchen zum Nerven (T. XII 103). Nur sehr selten war das Stammgefäss selbst absteigend und sandte dann absteigende Zweige zum Nerven (T. XII 96). Dies beschriebene Gefäss stammte bald aus dem Anfangstheil der Art. circumfl. ilium prof. (T. XII 100. 101) oder entsprang mit ihr zusammen aus der Art. iliae ext. (T. XII 102), bald ging es oberhalb der Circumflexa ilium prof. aus der Iliaca ext. hervor (T. XII 95; T. XII 103), bald unterhalb (T. XII 96, 97). Haller beschreibt ähnlich einen Zweig der Art. circumfl. ilium prof., welcher dem N. fem. einen Ast abgiebt. In einem Falle (T. XII 99) gab der besprochene Zweig keine Art. nutrit. zum Nerven, sondern aus dem Ram. transv. der Art. circumfl. ilium prof. ging erst 3 cm nach Ueberschreitung des Nerven ein nach rückwärts im Bogen verlaufender Zweig ab, der auf der Höhe des Bogens einen absteigenden $1^1/_2$ cm langen Ast zum Nerven sandte. Ueber einen ähnlichen Fall berichtet Haller: es soll hier zugleich im Nerven noch eine Anastomose mit einem Aste aus der Art. epigastr. superf. bestanden haben. Auch Walter und Arnold führen Aeste der Art.

circumfl. ilium prof. für den N. fem. an. Nach dem Austritt aus dem Becken erfolgt die Versorgung des Endes des Stammes und des Anfanges des R. ant. und R. post. durch die Art. circumfl. fem. lat. (T. XII 104, 105; T. XIII 106). Selten gehen direkt aus der Art. prof. fem. Aestchen zu den Nerven. Der aus dem R. ant. hervortretende N. cut. fem. med. erhält meist noch eine besondere, ihn begleitende und ernährende Arterie (T. XII 105; T. XIII 106), die häufig sehr lang ist (8 cm) und sich früher oder später in Aeste für die einzelnen Zweige des Nerven und die anliegende Muskulatur theilt. Im Uebrigen wird er durch Hautaterien aus der Art. fem. prof. und Art. fem. ernährt. Einmal sah ich (T. XIII 106) auch den N. saphenus minor aus der Art. circumf. fem. lat. eine auf- und eine absteigende Art. nutrit. erhalten, eine Strecke unterhalb dieser Versorgung aber noch ein 4 cm langes absteigendes Ernährungsgefäss, welches rückläufig aus einem Ram. musc. ad musc. adduct. long. der Art. fem. austrat. Der Rest des Nerven war durch Hautarterien aus der Art. femoralis ernährt. Die Muskeläste des R. post. des N. fem. werden theils durch begleitende Muskeläste der Art. fem., theils durch solche der Art. circumfl. fem. lat. (T. XII 93) mit Gefässen bedacht. Sie sind bald auf- bald absteigend. Der N. saphenus (maior) wird bis zum Adduktorenschlitze durch feine aus der Art. fem. und deren Muskelästen stammende Gefässe mit Blut versorgt. Sie sind auf- und absteigend. Sobald er am Adduktorenschlitze die Art. fem. verlässt, übernimmt die Art. genu supr. die Ernährung des Nerven, soweit ihr Gebiet reicht. Meist verlaufen eine ganze Reihe von feinen auf- und absteigenden Zweigen zu dem Nerven direkt aus dem Stamme der Art. genu supr. oder ihren Zweigen. Fast regelmässig tritt aber an den Nerven noch ein stärkerer Ast aus der genannten Arterie heran und begiebt sich entweder ganz in den Nerven oder doch mit einem grösseren Theile. Es ist dies der von Cruveilhier mit dem Namen Ram. nervi sapheni int. bezeichnete Ast der Art. genu supr. Er kommt meinen Beobachtungen nach stets aus dem R. superf. (Art. artic. genu superf.) und entspringt aus ihm etwa in der Höhe der Mitte des Condyl. med. fem. Im weiteren Verlaufe treten noch zahlreiche Gefässe aus Hautarterien aus der Art. tibialis post. an ihn heran.

D. Sakralnerven.

Die Wurzeln und Ganglien der Nn. sacrales werden durch die Rr. med. spin. der in die For. sacral. ant. eintretenden Zweige der Aa. sacral. lat. nach dem früher gegebenen Schema versorgt. Bemerkenswerth ist nach den Beobachtungen von Kadyi, dass die den Wurzelarterien der übrigen Spinalnerven entsprechenden, als Rr. medull. spin. zu bezeichnenden Arterien nicht mehr zur Ernährung

des Rückenmarkes beitragen, indem sie nicht bis zu diesem hingelangen, sondern schon vorher sich in den Nervenwurzeln auflösen. Meist geht dieser Ramus aus dem R. spin. hervor (T. XIII 107—114), häufig aber auch direkt aus dem R. dors. und ist bisweilen durch mehrere kleine Aeste vertreten (T. XIII 107—110). Diese Arterien der Wurzeln und Ganglien der Nn. sacrales haben bereits bei Hoffmann, Luschka, sowie Boyer, Walter und Haller Erwähnung gefunden. Beim Austritt aus seinem For. sacr. ant. erhält jeder N. sacralis sehr häufig einen absteigenden, kurzen Ast aus einem der Aeste der Aa. sacral. lat., welche sie in das gleiche Foramen senden oder aus dem R. ant. der Aa. sacral. lat. (Boyer, Weber, Walter, Haller, Sömmering, Verfasser [T. XIII 107—116]). Nach Sömmering soll auch die Art. sacral. med. Aeste zu den Nerven abgeben. Nur einmal sah ich noch aufsteigende Aeste zu Sacralnerven treten und zwar zu dem N. sacral. II und N. sacral. III (T. XIII 116). Dieselben traten zu denselben, während sie gerade sich im Plexus vereinigten, und stammten aus einem starken Aste der Art. pudenda int., welcher sich um den vereinigten Stamm beider Nerven von oben nach unten herumschlang und zur Muskulatur verlief. In dem gleichen Falle sandte die Pudenda int. dem Plexus ischiadicus noch im Becken einen starken und 2 schwächere absteigende Aeste zu. Auch Weber giebt eine Versorgung des Plex. sacral. durch die genannte Arterie an. Der Plex. ischiadicus wird meist von starken Gefässen aus der Art. pud. int. oder der Art. glut. inf. durchsetzt, indem dieselben vor Eintritt desselben in das For. isch. maius in ihn eintreten, in ihm unter Abgabe von Aesten an die Nervensubstanz durch das genannte Foramen hindurchtreten und nun unter Spaltung zum Theil aus ihm heraustreten, zum Theil in ihm weiter verlaufen (T. XIII 117; T. XIII 118). Dubrueil, Barkow und Luschka erwähnen bereits eine derartige Durchsetzung des Plex. isch. durch die Art. glut. inf. In einem Falle (T. XIV 119) stammte ein solches Gefäss aus dem gemeinsamen Stamme der Art. pud. int. und Art. glut. inf. Nach Haller können auch aus der Art. glut. sup. Zweige zum Plex. isch. treten. Die aus der Nervenmasse austretenden Aeste verlaufen entweder und zwar meist zur anliegenden Muskulatur, oder gehen anastomotische Verbindungen mit weiter unten eintretenden Nervenarterien, welche für den N. isch. bestimmt sind, ein (T. XIII 117), wie dies gleicherweise regelmässig die stärkeren, in der Nervensubstanz bleibenden Theiläste thun (T. XIII 117; T. XIV 118).

Der N. glutaeus inferior erhält ziemlich konstant aus den den Plex. isch. verlassenden Aesten einen absteigenden Zweig an seinem Ursprunge zugesandt (T. XIII 117; T. XIV 118). Seine weitere Versorgung erfolgt durch die Art. glut. inf.

Der N. glutaeus superior wird durch die gleichnamige Arterie

ernährt. Der Stamm des N. cutaneus fem. post. erhält in seinem oberen Theile seine Gefässe meist durch Zweige der Art. circumflexa fem. med. (T. XIV 118), kann jedoch auch durch die Art. glut. inf. vascularisirt werden (T. XIII 117), wenn dieselbe in das Gebiet der Art. circumflexa fem. med. übergreift. Weiterhin wird er durch die Rr. cut. der Aa. perforantes versorgt.

Der N. ischiadicus ist wohl derjenige Nerv, welcher die meisten und stärksten Nervenarterien erhält. Ebenso reich ist aber auch der Wechsel des Ursprunges dieser Gefässe. Man spricht so häufig von einer Art. comitans nervi isch., ich muss aber sagen, dass man dies eigentlich mit Recht nie kann; denn es treten meist schon im oberen Theile des Ischiadicus eine Reihe von starken Gefässen zu ihm, die schliesslich alle den Namen einer Art. comitans tragen könnten. Selten ist einmal ein Gefäss besonders ausgezeichnet (T. XIV 119). Gewöhnlich sendet freilich die Art. glut. inf. den ersten starken Ast zum Nerven, und so hat man diesen als Art. comitans nervi isch. bezeichnet und den unterhalb eintretenden, mit ihm im Nerven anastomosirenden Aesten den gleichen Namen vorenthalten, obgleich dieselben an Stärke dem obersten Aste meist vollständig gleichkommen, ja ihn häufig übertreffen. Ich glaube, man spricht hier am besten von einem Plexus arteriosus nervi ischiadici (T. XIII 117; T. XIV 118). Wie erwähnt, sendet häufig die Art. glut. inf. zum Plex. isch. im kleinen Becken einen Ast, welcher zum Theil in dem Plexus zum N. isch. zieht, um sich meist kurz nach Austritt aus dem For. isch. maius mit einem zweiten aus der Art. glut. inf. stammenden Aste im Nerven zu vereinigen. Dieser zweite Ast kann auch mit Aesten aus der Art. glut. inf. zu den tiefen Hüftmuskeln entspringen (T. XIII 117). In der Mehrzahl der Fälle ist diese gewöhnlich als Art. comitans nervi isch. bezeichnete Arterie nicht sehr lang in ihrem extraneuralen Verlauf. Ganz ebenso liegen die Verhältnisse, wenn die Art. pudenda int. die Ernährungsarterien liefert (T. XIV 118), was ich in zwei Fällen beobachten konnte. Stets entspringt dies erste, ausserhalb des Beckens zum Nerven tretende Gefäss auf dem Lig. spinoso-sacrum (T. XIV 118 119). Eigenthümlicherweise sah Hyrtl (2) einmal die Art. glut. inf. an derselben Stelle aus der Art. pudenda comm. entspringen und eine starke, den N. isch. bis in die Kniekehle begleitende Arterie abgeben, wo sie nach Zweitheilung dem N. tib. einen starken Zweig gab. Die Art. glut. inf. kann übrigens auch eine ganze Reihe starker Aeste zum N. isch. senden. In einem Falle (T. XIII 117) gab sie dem Plexus isch. einen starken Ast ab, dann dem ersten Theile des N. isch. und 8 cm unterhalb dieser Stelle noch 2 starke Zweige zum Nerven; sie waren sämmtlich absteigend, wie es fast ausnahmslos die Ernährungsgefässe dieses Nerven sind. Ziemlich regelmässig sendet die Art. circumfl. fem. med., selten die lat. einen oder mehrere Zweige zum Nerven

(Haller, Henle, Verfasser [T. XIV 118]). Haller sah einen Fall, in welchem die Glut. inf. 2 Stämme hatte, von denen der eine zu den tiefen Hüftmuskeln verlief, der andere, der dem gewöhnlichen Stamme entsprach, den N. isch. begleitete und mit. der Art. circumfl. fem. med. eine Anastomose bildete, die an den Nerven einen Zweig abgab. Theilt sich der N. isch. erst sehr spät, so erfolgt die weitere Versorgung durch die Aa. perforantes (Haller, Cruveilhier, Henle, Hyrtl, Quénu und Lejars (2), Verfasser [T. XIV 120]), welche an den Stamm des Nerven meist sehr starke und lange, absteigende Gefässe, an die kleinen Muskeläste feinere und kürzere abgeben. Seltener treten auch nur schwächere Gefässe zum Nerven und in geringer Zahl (T. XIV 120).

Bei gewöhnlicher, hoher Theilung fallen die Hauptäste des N. isch., der N. peronaeus comm. und N. tibialis, in das Gebiet der Aa. perforantes, die meist sämmtlich an beide Nerven sehr starke, absteigende Zweige abgeben (T. XIII 117; T. XIV 121). Ich sah einen Fall (T. XIV 121), wo selbst eine Art. perf. IV zum N. peronaeus comm. einen 3 cm langen Ast unter dem N. tib. hindurch sandte. Fast immer bilden die Nervenarterien der Aa. perf. stark ausgeprägte Anatomosen in den versorgten Nerven. In der Kniekehle liefert die Art. poplitea mit ihren Zweigen die Gefässe für die hier liegenden Nerven. Mit dem Wechsel in der Theilung der beiden Hauptstämme des N. isch. ändern sich auch die Bilder im Verlauf und Ursprung der die Nerven ernährenden Gefässe. Folgende Gefässe können sich in der Kniekehle an der Versorgung der Nerven betheiligen: die Art. poplitea (Haller, Portal, Walter, Henle, Verfasser [T. XV 123]), die Aa. surales med. et lat. (Aa. gastrocnemicae) (Hyrtl 2, Verfasser [T. XIV 122; T. XV 123, 124]), die Art. genu sup. lat. (Hyrtl 2, Verfasser [T. XIV 122]), die Art. genu inf. ext. (Verfasser [T. XV 124]). Die von mir beobachteten Gefässe für die Nerven waren fast ausnahmslos absteigend, in ihrem Kaliber schwankend und von wechselnder Länge, häufig aber ziemlich lang, bis zu 4 cm. Es werden wohl in der Kniekehle alle Arterien den Nerven Zweige zusenden können, je nachdem sich Gefässe und Nerven kreuzen oder begleiten. Von der Kniekehle ab ist folgendes für die einzelnen Nerven beobachtet worden.

Der N. peronaeus comm. erhält bisweilen Zweige direkt aus der Art. poplitea (Walter, Portal etc., Verfasser [T. XV 123]), meist jedoch liegt er ihr zu fern und bezieht deshalb seine Aa. nutrit. aus den lateral von der Art. poplit. gelegenen kleineren Arterien, wie der Art. sural. lat. (Hyrtl (2), Verfasser [T. XV 123]) oder der Art. genu sup. lat. (T. XIV 122). Von den vom Peroneus abgehenden Hautästen habe ich den N. cut. surae lat. stets durch Aeste aus der Art. peronea versorgt gesehen, den R. anastom. peron. in der Kniekehle kurz nach seinem Ursprung einmal durch einen Zweig der Art. genu sup. lat., 3 mal durch einen R. superf. der Art. gastrocnem. ext.

(T. XIV 122), im Uebrigen nur durch Hautarterien aus der Art. tib. ant. In einem Falle war der Ast aus der Art. gastroen. ext. 10 cm im Nerven zu verfolgen. Der N. peron. superf. wird in seinem Stamme durch Muskelarterien, welche aus der Art. tibial. ant. stammen, ernährt. Die Nn. cut. dorsales mediales et intermedius werden in ihrem oberen Theile noch durch die Art. tib. ant., am Fussrücken durch Aeste der Art. dorsal. pedis., Art. tarsea lat., Aa. metatarseae dors., sowie der Art. interosseae dors. versorgt (Hyrtl (2), Verfasser). Der N. peron. prof. erhält am Unterschenkel seine Gefässe direkt aus der Art. tibial. ant. (Haller, Hyrtl 2, Verfasser), nach Hyrtl (2) auch aus dem R. fibularis derselben, unter dem Lig. cruciatum dann aus der Art. malleol. ant. med. und am Fussrücken aus der Art. dors. ped. und der Art. metatarsea dors. I. (Hyrtl (2), Verfasser).

Der N. tibialis wird, wie bereits früher erwähnt, zunächst aus den Aa. perforantes, dann bisweilen durch Gefässe direkt aus der Art. poplitea versorgt (Walter, Verfasser), meist aber aus einer der Aa. surales (T. XIV 122; T. XV 124), und wenn sie mit einem Stamme gemeinsam entspringen, auch aus diesem (T. XV 123). Bis zum Malleolus medialis ernährt ihn die Art. tib. post. (Haller, Verfasser) mit ziemlich starken Gefässen, die eigenthümlicherweise in mehreren Fällen sämmtlich aufsteigend oder ausgesprochen bogenförmig waren, in einzelnen nur theilweise. Der in der Kniekehle abgehende N. suralis wird in seinem oberen Theil durch die Rr. superf. der Aa. sural. versorgt, bisweilen sehr weit abwärts, als N. cut. dorsalis lat. durch Zweige der Art. malleol. post. lat., der Art. tarsea lat. und Aa. metatarseae. Von den Endästen des N. tib. erhält der N. plant. med. Zweige aus der Art. plant. med., die Nn. digit. plant. aus den entsprechenden Aa. metatarseae plant. und Aa. digit. plant. Der Stamm des N. plant. lat. bekommt Gefässe von der Art. plant. lat., sein R. superficialis im ersten Theil von der Art. plant. lat., im letzten Theil aus der Art. metatarsea plant. V und deren Rr. digitales. Der Ram. prof. des Plant. ext. wird versorgt aus dem von der Art. plant. ext. gebildeten Theile des Arcus plantaris. Sämmtliche Nervenarterien der Dorsal- und Plantarseite des Fusses waren bald aufsteigend bald absteigend.

Der aus dem ersteren Theile des Plexus sacralis hervorgehende N. pudendus erhält nach Austritt aus dem For. isch. maius während seines ganzen Verlaufes kleine Gefässe aus der Art. pudenda comm. (Weber, Verfasser [T. XIV 118]), und zwar meist absteigende. Der Endast des N. pud. comm., der N. dorsalis penis, erhält zahlreiche auf- und absteigende Zweige aus der Art. dors. penis (Weber, Verfasser).

III. Kapitel.

Arterien des Truncus sympathicus.

Das Ganglion cervicale superius ist stets reich mit Arterien versorgt. Die Quelle für dieselben ist meist die Art. pharyngea asc., und zwar kann dieselbe aus allen ihren Theilen aus Aeste zum Ganglion senden. In der Mehrzahl der Fälle stammen dieselben aus dem Ram. praevertebralis derselben (Cruveilhier, Haller, Mayer, Quain, Walter, Verfasser T. XV 125), bisweilen aus dem Ram. meningeus (Art. meningea post.) (Arnold, Cruveilhier, Henle, Sömmering), selten aus dem Ram. pharyngeus (Luschka). Auch der Stamm der Arterie kann direkt einen Ast zum Ganglion geben (T. XV I25). Alle von mir beobachteten Fälle zeigten stets einen bogenförmigen Verlauf der Ernährungsgefässe, die meist ziemlich stark waren. Die Gefässe traten bald auf der den praevertebralen Muskeln anliegenden Seite ein, bald auf der vorderen Seite. In 2 Fällen liessen sich deutlich Fortsetzungen der Arterien des Ganglions in die Verbindungsäste derselben mit den Cervicalnerven nachweisen (T. XV 125). Nebenbei sei hier nochmals daran erinnert, dass der Ram. praevertebralis der Art. pharyng. asc. auch zu den hier austretenden Nn. cervic. Aeste sendet und zugleich mit Rr. spin., die aus der Art. cerv. asc. stammen, anastomosiert, sodass also auch diese Arterie zur Blutversorgung des Ganglion indirekt beiträgt. Weiterhin kann die Art. carotis ext. direkt Ernährungsgefässe zum Ganglion senden (Haller, Portal, Verfasser), doch scheint dieser Ursprung selten zu sein. In dem von Portal beschriebenen Falle entsprang das Gefäss vor Abgang der Art. occipitalis, in dem von mir beobachteten Falle zwischen Art. occip. und Art. auric. post. Quénu und Lejars (1, 2) beschreiben eine Versorgung des Ganglion durch Aeste der Art. thyr. sup.; auf Grund der von ihnen beigegebenen Abbildung des Falles (2 Fig. 1) habe ich schon an früherer Stelle geäussert, dass abnorme Verhältnisse vorgelegen haben müssen. Dagegen sendet die Art. thyreoid. inf. bisweilen Zweige zum Ganglion, und zwar stammen dieselben aus der Anastomose dieser Arterie mit der Art. pharyng. descend. (Haller).

Das Ganglion cervicale medium und inferius erhalten ihre Gefässe aus der Art. thyr. inf., und zwar entweder als kleine Zweige direkt aus derselben oder als Zweige etwas stärkerer Stämmchen aus derselben. (Haller, Verfasser.) In einem Falle sah ich das Ganglion cerv. med. durch einen starken, bogenförmig verlaufenden Zweig der Art. cervic. prof. versorgt.

Die zwischen den Ganglien liegende Strecke des Truncus sympathicus am Halse wird in ihrem oberen Theile durch

die Art. pharyng. asc. (Portal) versorgt, besonders aus deren Ram. praevertebralis (Mayer, Verfasser). Zum mittleren Theil sah ich einmal einen Zweig aus der Art. cervic. asc. treten (T. VI 22). Derselbe verliess rechtwinklig den Stamm derselben, wandte sich im Bogen nach unten, um mit einem etwas stärkeren Bogen aufsteigend in den Nerven zu treten. Der untere Theil wird durch Aeste der Art. thyreoid. inf. versorgt, nach Walter aus den Aesten des Rami glandulares der Art. thyreoid. inf.

Die Ernährung des Trunc. symp. in seinem Thoracal-, Lumbal- und Sacraltheil gestaltet sich sehr reichlich. Für alle 3 Theile gilt der Satz, dass die Ganglien als Eintrittsstellen der nutritiven Gefässe bevorzugt werden. Die Quelle für dieselben liefern die Aa. intercostales, die Aa. lumbales, die ja vom Grenzstrang überschritten werden, und die Aa. sacrales lat. (Portal, Verfasser [T. XV 126, 127; T. XIII 116]). Bald treten die Ernährungsgefässe direkt aus den betreffenden Arterien aus, für welchen Fall sie bedeutende Längen erreichen können; ich sah z. B. eine solche aus der Art. lumb. IV. von 12 mm Länge senkrecht zum Nerven verlaufen. Bald kommen die nutritiven Gefässe aus stärkeren oder schwächeren Zweigen der genannten Arterien zu den anliegenden Theilen, wie den Wirbelkörpern und Bändern. Bald auch kommen sie aus Verbindungsästen zwischen den Arterienstämmen (T. XV 127). Die nutritiven Aeste sind aufsteigend oder absteigend, dringen ungetheilt oder getheilt in den Nerven, sind im Allgemeinen nicht lang und treten bald von der medialen, bald von der lateralen Seite an ihn heran, um sich meist auf die vordere Fläche des Stranges, äusserst selten einmal auf die hintere zu begeben. Gewöhnlich erhält jedes Ganglion ein Ernährungsgefäss; äusserst selten wird ein Ganglion übersprungen (T. XV 126), doch mag dieser Befund auch auf mangelhafter Injektion beruht haben.

Tabella I.

Index arteriarum norma nervorum.

Arteriae nervorum cerebralium.

Lobus olfactorius.		Art. cerebri ant.
		Aa. ethmoid. ant. et. post.
I. Nn. olfactorii.		Aa. ethmoid. ant. et post. rami nas. ext. et int. [?]
II. N. opticus.		
Tractus.		Art. cerebri post. ram. ad thal. nervi optici.
		Art. carotis int.
		Art. cerebri post.
		Art. communic. post.
Chiasma.	Pars anterior.	Art. communic. ant.
		Art. cerebri ant.
	Pars externa.	Art. carotis int.
	Pars interna.	Art. communic. post.
N. opticus.	extra orbitam.	Art. carotis int.
		[Art. cerebri ant.]
	intra orbitam.	Art. ophthalmica.
		Aa. ciliares post.
		[Art. ciliar. sup.]
		[Art. ciliar. inf.]
		[Art. ciliar. ext.]
		Art. frontalis.
		Art. lacrimalis.
		Art. centralis retinae.
III. N. oculomotorius extra orbitam.	in sin. cav.	Art. carotis int.
		Art. sinus cavern. ant.
		Art. sinus cavern. post.
		Art. cerebri ant.
intra orbitam.		Art. ophthalmica.
Ganglion ciliare.		Aa. ciliar. post.
		Art. lacrimalis.
		Art. ophthalmica.
IV. N. trochlearis.	in sin. cav.	Art. sinus cavern. ant.
		Art. sinus cavern. post.
	intra orbitam.	Art. ophthalmica.
		Art. ethmoid. post.
V. N. trigeminus.	Radix	Art. basilaris.
Ganglion Gasseri.		Art. sinus cavern. ant.
		Art. sinus cavern. post.
		Art. ophthalmica.
		Art. mening. med. ram. mening. access.
		Art. mening. med. ram. petros.
Ram. I. N. ophthalm.		Aa. sinus cavern. ant. et post.
		Art. lacrim. ram. mening.
1. N. lacrimalis.		Art. lacrimalis.
2. N. frontalis.		Art. ophthalmica.
		Art. lacrimalis.
a) N. supratrochlearis		Art. frontalis.

b) N. supraorbitalis	Art. supraorbitalis.
3. N. nasociliaris.	Art. ophthalmica.
	Trunc. ciliar. med.
a) N. ethmoid.	Art. ethmoid. ant.
α) R. nas. ext,	Art. dors. nasi.
Ram. II. N. maxillaris.	Aa. sinus cavern. ant. et post.
	Art. maxill. int.
1. N. infraorbitalis.	Art. infraorbitalis.
a) Nn. alv. sup.	Art. alveol. sup.
2. N. subcutaneus malae.	Art. maxill. int. ram. canal. zygom.
3. Gangl. sphenopalatinum	Art. maxill. int.
a) N. nasopalat.	Art. septi narium.
Ram. III. N. mandibularis	Aa. sinus cavern. ant. et post.
intra cranium.	Art. mening. med.
extra cranium.	Art. mening. med. ram. mening. acc.
	Art. maxill. int.
1. N. auriculotemporalis	Art. mening. med.
	Art. tempor. superf.
2. N. buccinatorius.	Art. buccinat.
	Art. maxill. ext. ram. bucc.
	Art. maxill. ext.
3 N. massetericus.	Art. masseterica.
4. Nn. temporales profundi	Aa. temp. prof.
5. Gangl. oticum.	Art. mening. med. et ram. mening. acc.
	Art. maxillaris int.
6. N. lingualis.	Art. mening. med. ram. mening. acc.
	Art. alveol. inf.
	[Art. tempor. prof.]
	Art. maxill. ext. rami gland.
Rami terminales	Art. subling. rami gland.
a) Ganglion submaxillare	Art. maxill. ext. rami gland.
7. N. alveolar. inf.	Art. mening. med.
	Art. alveol. inf.
a) N. mylohyoideus	Art. alv. inf. r. mylohyoid.
b) N. mentalis.	Art. mentalis.
	[Art. subment. ram. anast. c um art. maxill ext.]
VI. N. abducens. Radix.	Art. basilaris.
	Aa. sinus cav. ant. et. post.
	Art. ophthalmica.
	Art. lacrimalis.
	Aa. ciliar. post.
R. comm. c. s. symp.	Art. sin. cavern. ant.
VII. N. facialis.	Art. spinal. post.
Radix.	Art. cerebelli inf. ant.
	Art. basilaris.
	Art. mening. media.
in can. fac.	Art. mening. med. ram. nervi fac.
	Act. stylomastoidea.
	Art. stylomastoidea.
extra cranium.	Art. occipitalis.
	Art. tempor. superf. rami parot.
1. Chorda tympani.	Art. mening. med. ram. mening. acc.

	Art. mening. med. [Ram. tymp.?]
2. N. auricularis posterior.	Art. auricul. post.
3. Rr. temporales.	Art. temp. superf.
4. Rr. zygomatici.	Art. transversa faciei.
5. Rr. buccales.	Art. maxill. ext. ram. bucc.
	Art. maxill. ext.
6. Ram. colli.	Art. temp. rami parot.
	Art. carotis ext.
	Art. cerv. superf. rami cut.
	Art. subment. rami cut.
VIII. N. acusticus. Radix.	Art. spinalis post.
	Art. auditiva int.
IX. N. glossopharyngeus. Radix.	Art. cerebelli inf. post.
	Art. spinal. post.
Ganglion petrosum et ingulare N. IX.	Art. mening. post.
	Art. mening. post.
	Art. pharyng. asc. rami phar.
	Art. maxill. ext.
X. N. vagus.	
Pars cephalica. Radix.	Art. cerebelli inf. post.
	Art. spinal. post.
	[Art. occip. ram. mening.]
Gangl. ingulare et nodosum.	Art. mening. post.
	Art. pharyng. asc.
Pars cervicalis.	Art. mening. post.
	Art. pharyng. asc. rr. praevert.
	Art. carotis ext.
	[Art. carotis int.]
	Art. maxill. ext.
	[Art. thyreoidea sup.]
	Art. sternocleid. sup.
	Art. thyreoid. inf.
Pars thoracica.	[Aorta]?
	Aa. bronchiales.
	Aa. mediastinales post.
	Aa. oesophageae.
1. N. recurrens.	[Aorta]?
	Art. thyreoidea inf.
	Art. laryngea inf.
2. N. laryngeus superior.	Art. thyreoidea sup.
	Art. laryngea sup.
XI. N. accessorius. Radix. usque ad m. trapezium.	Art. vertebralis.
	Art. mening. post.
	Art. cerv. superf. rami cutan.
sub m. trapezio.	Art. transv. colli.
	Art. transv. colli ram. supraspinat.
XII. N. hypoglossus.	Art. spin. ant.
Radix.	Art. spin. post.
	Art. cerebelli inf. post.
	Art. vertebr. ram. ad emin. pyram.
	Art. mening. post.
	Art. occipit.
*)	Art. sternocleidomast. sup.

*) Ansa hypoglossi siehe unter Cervicalnerven.

	Art. maxill. ext.
	Art. lingual.
Rami terminales.	Art. prof. ling.
1. Ramus descendens.	Art. sternocleidom. sup.

Arteriae nervorum spinalium.

A. Nn. cervicales.	
I. Radices et ganglia intervertebralia:	Rami medullae spinalis:
N. cervicalis I.	Art. vertebralis.
N. cervicalis II.	Art. vertebralis.
	Art. thyreoid. inf.
N. cervicalis III.	Art. vertebralis.
	Art. thyreoid. inf.
	Art. transversa colli.
	Art. cervic. asc.
N. cervicalis IV.	Art. vertebralis.
	Art. thyreoid. inf.
	Art. cervic. asc.
	Art. transv. colli.
N. cervicalis V.	Art. vertebralis.
	Art. thyreoid. inf.
	Art. cervic. asc.
	Art. transv. colli.
	Art. cerv. superf.
N. cervicalis VI.	Art. vertebralis.
	Art. thyr. inf.
	Art. cerv. asc.
	Art. cerv. prof.
N. cervicalis VII.	Art. cerv. prof.
	Art. thyreoid. inf.
N. cervicalis VIII.	Art. cervic. prof.
II. Rami dorsales.	Rr. dors. arteriarum sub I.
N. occipitalis maior.	Art. occipitalis.
	Art. occip. ram. cerv. prof. sup.
III. Rami anteriores.	Rr. spin. arteriarum sub I.
A. Plexus cervicalis.	
Nn. cervicales I—III.	Art. cervic. asc.
	Art. pharyng. asc. rami praevertebrales.
	R. anast. art. pharyng. asc. ram. praev. cum art. cerv. asc.
Rr. anastomotici cum ganglio cervicali superiore.	Art. pharyng. asc. ram. praev.
N. cervicalis IV.	Art. cerv. asc.
	Art. cerv. superf.
Rami plexus cervicalis.	Art. cerv. asc. rami cut.
1. N. occipitalis minor.	Art. cerv. superf. rr. cut.
	Art. occipit.
2. N. auricularis magnus.	Art. cervic. superf. rr. cut.
	Art. occipit. rr. cut.
	[Art. sternocleid. sup. ram. perfor.]
	Art. auricul. post.

3. Nn. subcutanei colli medius et inferior.	Art. cerv. superf. rr. cut.
4. Nn. supraclaviculares.	Art. cerv. superf.
	Art. subcut. supraclavic.
5. N. cervicalis descendens. Ansa hypoglossi.	Art. sternocleid. sup.
	Art. carotis comm.
6. N. phrenicus.	
Pars cervicalis	Art. cervic. asc.
Pars thoracalis	Art. mammaria int.
	Art. thymica (ex Art. subcl.)
	Art. mamm. int. ram. thym.
	Art. pericardiacophrenica.
Ram. communicans cum n. subclavio.	Art. mammaria int.
B. Plexus brachialis.	
I. Pars supraclavicularis.	Art. cervic. asc.
	Art. cerv. prof.
	Art. cerv. superf.
	Art. transv. colli.
	Art. transv. scapulae.
	Art. intercost. supr.
II. Pars infraclavicularis.	Art. axillaris.
	Art. subscapularis.
Rami plexus brachialis.	
1. N. subclavius.	Art. subscapularis.
R. communicans cum n. phrenico.	Art. mamm. int.
2. Nn. thoracales anteriores.	Art. thoracoacrom.
	[Art. axillaris].
3. N. thoracalis longus.	[Art. transv. scapulae].
	Art. thorac. lat.
4. Nn. subscapulares.	Art. thorac. lat.
5. N. axillaris.	Art. circumfl. humeri post.
N. cutaneus brachii lateralis.	Art. circumfl. hum. post ram. delt.
6. N. suprascapularis.	Art. transversa scapul.
7. N. dorsalis scapulae.	Art. transv. scapul.
	Art. dors. scapul.
8. N. musculocutaneus.	[Art. subscapularis.]
sub m. bicipite.	Art. brachialis rami musc.
	Art. brachialis.
in regione cubiti.	Art. plicae cubiti.
	Art. recurr. radial.
a) N. cut. antibrachii lateralis.	Art. radial. rr. cut.
	Art. recurr. rad. rr. cut.
9. N. medianus.	Art. axillaris.
in regione brachii.	Art. brachialis.
	Art. bicipitalis.
	Art. brachialis.
in regione cubiti.	Art. collat. uln. inf.
	Art. plicae cubiti superf.
	Art. recurrens ulnaris.

in regione antibrachii. Pars superior.	Art. mediana.
	[ex: 1) Art. interrossea comm.
	2) Art. interrossea vol.
	3) Art. ulnari.
	4) R. musc. ad musc. flex. digit sublim.]
	Ram. anast. art. rad. cum art. uln.
Pars inferior.	Art. radialis.
	Art. ulnaris.
in regione volae manus.	Arcus volar. superf.
a) Nn. digitales volares.	Arcus volar. superf.
	Aa. digit. vol. comm.
	Aa. digit. vol. propr.
b) R. muscularis ad thenar.	Art. radial. ram. vol. superf.
c) N. interosseus volaris.	Art. interossea vol.
10. N. cutaneus brachii medialis.	Art. brach. rr. cut.
	Art. prof. brachii rr. cut.
11. N. cutaneus antibrachii medialis.	[Art. axill. ram. musc. ad. m. pect. mai.]
in regione brachii	Art. bicipitalis.
	Art. brachial. rr. musc.
in regione cubiti.	Art. brachial. rr. cut.
	Art. plicae cub. superf.
in regione antibrachii.	Art. ulnar. rr. cut.
a) Ram. volaris.	Art. ulnar. rr. cut.
	[Art. brach. ram. musc. ad. musc. pron. teretem.]
12. N. ulnaris.	Art. axillaris.
in regione brachii.	Art. brachialis.
	Art. brach. rr. musc.
	Art. brach. r. musc. ad. m. tric.
	Art. collat. uln. sup.
in regione cubiti.	Art. recurr. uln.
	[R. musc. ad. m. flex. carp. uln.]
in regione antibrachii.	Art. ulnaris.
	[Art. ulnar. ram. vol. prof.]
a) R. profundus.	Art. ulnar. ram. vol. prof.
b) R. superficialis.	Art. volar. sublim.
Nn. digitales volares.	Aa. digit. vol. comm. et propr.
c) R. volaris manus.	Art. ulnaris.
	[Art. ulnar. ram. carp. dors.]
d) R. dorsalis manus.	Art. ulnar. ram. carp. dors.
Nn. digitales dorsales.	Aa. metacarpeae dors.
	Aa. digit. dors.
13. N. radialis.	Art. axillaris.
	Art. brachialis.
	Art. prof. brachii.
	Art. brach. rami musc.
	1. ad musc. tric.
	2. ad musc. brach.
	3. ad musc. brachioradial.
	[Art. prof. brachii acc.]
a) N. cutaneus brachii posterior.	Art. circumfl. humeri post.
	Art. collat. rad. rr. cut.

b) N. cutaneus antibrachii dorsalis.	Art. prof. brachii.
	[Art. prof brach. acc.]
	Art. inteross. dors. rami cut.
c) Ram. superficialis.	Art. recurr. radial.
Pars profunda	Art. radial. rami musc.
Pars superficialis.	Art. radial. rami cut.
	Aa. metacarpeae dors. I—III rr. cut.
	Aa. digit. dors. rr. cut.
d) Ram. profundus.	Art. recurr. radial.
	Art. interossea dors.
B. Nn. thoracales.	
I. Radices et ganglia intervertebralia.	Rami medullae-spin. ex:
	1. Art. intercost. supr.
	2. Aa. intercost.
II. Rami dorsales.	Rami dorsales ex:
	1. Art. intercost. supr.
	2. Aa. intercost.
III. Rami anteriores.	
1. Nn. intercostales.	Aa. intercostales.
	Art. mamm. int. rami intercost.
Rr. perforantes.	Rr. perforantes ex:
	1. Aa. intercostal.
	2. Art. mamm. int. rr. stern.
	Art. musculo-phrenica.
2. N. subcostalis.	Art. subcostalis.
	Art. circumfl. ilium prof.
	Art. lumb. II sive III ram. iliac.
3. N. intercostobrachialis.	Art. thoracalis lat.
	Art. thoracoacromial.
C. Nn. lumbales.	
I. Radices et ganglia intervertebralia.	Rami medullae spin. ex:
1. Nn. lumbales I - IV.	1. Aa. lumb. I—IV.
2. N. lumbalis V.	2. Art. iliolumb. ram. lumb.
II. Rami dorsales.	Rami dorsales ex:
1. Nn. lumbales I—IV.	1. Aa. lumb. I—IV.
2. N. lumbalis V.	2. Art. iliolumb. ram. lumb.
III. Rami anteriores.	Aa. lumb. et art. iliolumb. ram. lumb.
A. Plexus lumbalis.	Aa. lumbales.
	Art. iliolumb. ram. lumb.
Rami plexus lumbalis.	
1. N. iliohypogastricus.	[Anast. art. lumb. I cum art. lumb. II.]
	Art. circumfl. ilium prof.
2. N. ilioinguinalis.	Art. circumfl. ilium prof.
	Art. fem. rami inguin.
3. N. genitofemoralis.	
a) N. lumboinguinalis.	Art. iliaca comm. r. ad. m. psoam.
	Art. iliaca ext. r. ad. m. psoam.
	Art. epigastrica superf.
b) N. spermaticus externus.	Art. iliaca comm. r. ad. m. psoam.

	Art. iliaca ext. r. ad. m. psoam.
	Art. sperm. ext.
4. N. cutaneas femoralis lateralis.	Art. circumfl. ilium prof.
Pars subfascialis.	Art. com. nervi cut. fem. lat.
	ex: 1. Art. circumfl. ilium prof.
	2. Art. fem. ram. musc. ad. m. sartor.
Pars superfascialis.	Aa. perforantes rr. cut.
5. N. obturatorius.	Art. lumb. IV.
intra pelvem.	Art. iliolumb. ram. lumb.
	Art. glutaea.
	Art. obturatoria.
extra pelvem.	[Art. circumfl. fem. med.]
6. N. femoralis.	Art. lumb. IV.
intra pelvem.	Art. iliolumb. ram. iliac.
	[Art. iliac. ext. ram. iliac.]
	Ram. musc. ad. m. iliosps. ex:
	1. Art. circumfl. ilium prof.
	2. Art. iliaca ext.
	Art. circumfl. ilium prof. ram. transv.
extra pelvem.	[Art. epigastr. superf.]
	Art. circumfl. fem. lat.
	Art. prof. femoris.
1. Ram. anterior.	Art. circumfl. fem. lat.
	Art. profunda fem.
a) N. cutaneus femoralis medius.	Art. circumfl. fem. lat.
	Art. prof. fem. rr. cut.
b) N. saphenus minor.	Art. femor. rr. cut.
	Art. circumfl. fem. lat.
	[Art. fem. ram. musc. ad. musc. adduct. long.]
2. Ram. posterior.	Art. femor. rr. cut.
	Art. circumfl. fem. lat.
	Art. prof. fem.
a) N. saphenus.	Art. fem. rr. musc.
	Art. femor.
	Art. fem. rami musc.
	Art. genu supr.
	1. R. nervi sapheni.
	Art. tibial. post. rr. cut.
D. Nn. sacrales.	
I. Radices et ganglia intervertebralia.	Rr. medullae-spin. ex:
	Aa. sacral. lat.
II. Rami anteriores.	Aa. sacrales lat.
	1. Rami spin.
	2. Rami dors.
	3. Rami ant.
	Art. sacral. media.
Plexus sacralis.	Art. pudenda int.
A. Plexus ischiadicus.	Art. pudenda int.
	Art. glut. inf.
	Art. glut. sup.

1. N. glutaeus inferior.	Plexus arterios. plex. isch.
	Art. glut. inf.
2. N. glutaeus superior.	Art. glut. sup.
3. N. cutaneus femoralis posterior.	Art. circumfl. fem. med.
	Art. glut. inf.
	Aa. perfor. rr. cut.
4. N. ischiadicus.	Art. glut. inf.
	Art. pudenda int.
	Art. circumfl. fem. med.
	[Art. circumfl. fem. lat.]
	Aa. perforantes.
a) N. peronaeus communis.	Aa. perforantes.
in regione fossae popliteae.	Art. poplitea.
	Art. sural. lat.
	Art. genu sup. lat.
α) N. cutaneus surae lateralis.	Art. peronaea rr. cut.
β) R. anastomoticus peronaeus.	Art. sur. ext. ram. superf.
	[Art. artic. genu sup. lat.]
	Art. tibial. ant. rr. cut.
γ) N. peronaeus superficialis.	Art. tib. ant. rr. musc.
Nn. cutaneus dorsalis medius et intermedius.	Art. tibial. ant.
	Art. dorsalis pedis.
	Art. tarsea lat.
	Aa. metatarseae dors.
δ) N. peronaeus profundus.	Art. tibial. ant.
in regione cruris.	Art. tibial. ant. ram. fibul.
	Art. malleol. ant. med.
in regione pedis.	Art. dors. pedis.
	Art. metatars. dors. I.
b) N. tibialis.	Aa. perforantes.
	Art. poplitea.
	Aa. surales.
	Art. tibial. post.
α) N. plantaris medius.	Art. plant. med.
Nn. digitalis plantares.	Aa. metatarseae plant.
	Aa. digit. plant.
β) N. plantaris lateralis.	Art. plant. lat.
Ram. superficialis.	Art. plant. lat.
	Art. metatarsea plant. V.
Nn. digitales plantares.	Art. digit. plant.
Ram. profundus.	Arcus plant.
γ) N. suralis.	Aa. sural. rami superf.
N. cutaneus dorsalis lateralis.	Art. malleol. post. lat.
	Art. tarsea lat.
	Aa. metatarseae dors.
B. Plexus pudendus.	Art. pudenda int.
1. N. pudendus.	Art. pudenda int.
a) N. dorsalis penis.	Art. dors penis.

Arteriae trunci sympathici.

A. Pars cervicalis.	
1. Ganglion cervicale superius.	Art. pharyngea asc. a) Ram. praevertebr. b) Ram. meningeus. c) Ram. pharyng. [Art. carotis ext.] [Art. thyreoid. sup.]? Art. thyreoid. inf. ram. anast. cum art. phar. desc.
2. Ganglion cervicale medium et inferius.	Art. thyr. inf.
Ganglion cervicale medium.	[Art. cerv. prof.]
3. Partes inter ganglia. Pars superior	Art. pharyngea asc. 1. Ram. praevertebralis. [Art. cerv. asc.]
Pars inferior.	Art. thyreoid. inf. Rami glandul.
B. Pars thoracalis.	Aa. intercostales.
C. Pars abdominalis.	Aa. lumbales.
D. Pars pelvina.	Aa. sacral. lat.

Tabella II.

Index nervorum norma arteriarum.

Arcus aortae.	[N. vagus]? [N. recurrens]?
A. carotis communis.	Ansa hypoglossi.
A. carotis externa.	N. facial. ram. colli. N. vagus. [Gangl. cervic. sup.]
A. thyreoidea superior.	[N. vagus.] N. laryngeus sup. [Gangl. cervic. sup.]?
Art. laryngea superior.	N. laryngeus sup.
A. pharyngea ascendens.	N. vagus. Ganglion cerv. sup. Truncus sympathic.
Rami pharyngei.	N. glossopharyngeus. Ganglion cerv. sup.
Rami praevertebrales.	N. vagus. Ganglion cerv. sup. Trunc. sympath. Nn. cerv. I—III. (Rr. ant.)
Art. meningea posterior.	Ggl. petr. et. iug. nervi IX. N. glossopharyngeus. Ggl. iug. et nod. nervi X. N. vagus. N. accessorius.

A. lingualis.	N. hypoglossus.
A. sublingualis, rami glandulares.	N. hypoglossus.
A. profunda linguae.	N. lingualis.
A. maxillaris externa.	N. hypoglossus.
	N. buccinat.
	N. facial. rr. bucc.
	N. glossopharyng.
	N. vagus.
	N. hypoglossus.
Art. submentalis.	
R. anastomoticus cum maxillari externa.	N. mentalis.
Rr. cutanei.	N. fac. ram. colli.
Rami glandulares.	N. lingualis.
	Ggl. submaxillare.
Ram. buccalis.	N. buccinat.
	N. fac. rami buccal.
Art. occipitalis.	N. facialis.
	N. hypoglossus.
	N. occipit. maior.
Ram. cutaneus.	N. occip. minor.
	N. auricul. magn.
Ram. meningeus.	Radix nervi vagi.
R. cervicalis profundus superior.	N. occipit. maior.
Art. sternocleidomastoidea superior.	N. vagus.
	N. hypoglossus.
	N. hypogl. ram. desc.
	Ansa hypoglossi.
	N. auricul. magn.
A. auricularis posterior.	N. auric. post.
	N. auricul. magnus.
A. stylomastoidea	N. facialis.
A. temporalis superficialis.	N. auriculotempor.
	N. facial. rr. temp.
Rami parotidei.	N. facial.
	N. facial. ram. colli.
A. transversa faciei.	N. facialis rr. zygom.
A. maxillaris interna.	N. trig. r. II (N. maxillaris).
	Gangl. sphenopalat.
	N. trig. r. III (N. mandibular.).
	N. auriculotempor.
Art. alveolaris inferior.	N. lingualis.
	N. alveol. inf.
Ram. mylohyoideus.	N. mylohyoideus.
Art. mentalis.	N. mentalis.
Art. meningea media.	N. trig. r. III (N. mandibularis).
	N. alveol. inf.
	N. facialis.
	Chorda tympani.
A. meningea accessoria.	Gangl. Gasseri.
	N. trig. r. III (N. mandibularis).
	Gangl. oticum.
	N. lingualis.
	Chorda tympani.

Ram. petrosus.	Gangl. Gasseri.
Art. masseterica.	N. massetericus.
Aa. temporalis profunda.	Nn. tempor. profund.
	[N. lingualis.]
Art. buccinatoria.	N. buccinatorius.
Art. alveolaris superior.	N. alveol. sup.
Art. infraorbitalis.	N. infraorbitalis.
Aa. septi narium.	N. nasopalatinus.
R. canalis zygomatici.	N. subcut. malae.
A. carotis interna.	Tractus opticus.
	Chiasma.
	N. opticus.
	N. oculomotorius.
	N. vagus.
A. sinus cavernosi anterior.	N. oculomotorius.
	N. trochlearis.
	Ganglion Gasseri.
	N. trigem. r. I (N. ophthalm.).
	N. trigem. r. II (N. maxillaris).
	N. trigem. r. III (N. mandibul.).
	N. abducens.
	N. abducens r. comm. c. s. sympat.
A. sinus cavernosi posterior.	N. oculomotorius.
	N. trochlearis.
	Ganglion Gasseri.
	N. trigem. r. I. (N. ophthalmicus).
	N. trigem. r. II. (N. maxillaris).
	N. trigem. r. III. (N. mandibul.).
	N. abducens.
A. ophthalmica.	N. opticus.
	N. oculomotorius.
	Ganglion ciliare.
	N. trochlearis.
	Ganglion Gasseri.
	N. frontalis.
	N. nasociliaris.
	N. abducens.
Art. centralis retinae.	N. opticus.
Art. lacrimalis.	N. opticus.
	Gangl. ciliare.
	N. lacrimalis.
	N. frontalis.
	N. abducens.
R. meningeus.	N. trig. r. I (N. ophthalmicus).
Aa. ciliares posteriores.	N. optic.
	Gangl. ciliare.
	N. abducens.
Truncus ciliaris medius.	N. nasociliar.
Art. supraorbitalis.	N. supraorbitalis.
Art. ethmoidea posterior.	Lob. olfact.
	N. trochlearis.
Art. ethmoidea anterior.	Lob. olfact.
	N. ethmoidalis.

Art. ethmoidea anterior et posterior.	
rr. nas. ext. et int.	Nn. olfactorii.
Art. frontalis.	N. opticus.
	N. supratrochlearis.
Art. dorsalis nasi.	N. ethmoid. ram. nas. ext.
Aa. cerebri.	
Art. communicans posterior.	Tract. optic.
	Chiasma.
Art. cerebri anterior.	Lob. olfact.
	Chiasma.
	N. optic.
	N. oculomot.
Art. communicans anterior.	Chiasma.
A. subclavia.	
Rr. mediastinales posteriores.	N. vagus.
Art. thymica.	N. phrenicus.
Art. vertebralis.	Radix nervi access.
R. ad eminentiam pyramidalem.	Radix nervi hypoglossi.
Rr. spinales.	Rad. nerv. cerv. I, II, III, IV, V, VI.
Art. spinalis posterior.	Rad. n. facialis.
	Rad. n. acustici.
	Rad. n. glossopharyngei.
	Rad. n. vagi.
	Rad. n. hypoglossi.
Art. spinalis anterior.	Rad. n. hypoglossi.
Art. cerebelli inferior posterior.	Rad. n. glossopharyng.
	Rad. n. vagi.
	Rad. n. hypoglossi.
A. basilaris.	Rad. n. trigemini.
	Rad. n. abduc.
	Rad. n. facialis.
Art. cerebelli inferior anterior.	Rad. nervi facial.
Art. auditiva interna.	N. acusticus.
Art. cerebri posterior.	Tract. opticus.
R. ad thalamum nervi optici.	Tract. opticus.
A. mammaria interna.	N. phrenicus.
	N. phrenic. r. comm. c. n. subclav.
Ram. thymicus.	N. phrenicus.
Art. pericardiacophrenica.	N. phrenicus.
Rr. sternales.	Nn. intercostal. rr. perfor.
Rr. intercostales.	Nn. intercostales.
Art. musculophrenica.	N. intercost. rr. perfor.
A. thyreoidea inferior.	N. vagus.
	N. recurrens.
	Ganglion cerv. med. et inf.
	Truncus sympathicus.
Rami spinales.	Nn. cerv. II, III, IV, V, VI, VII.
Art. laryngea inferior.	N. recurrens.
R. anastomoticus cum art. pharyngea descendente.	Gangl. cervic. supr.
A. cervicalis ascendens.	Nn. cerv. I, II, III, IV.
	N. phrenicus.
	Plex. brach. pars supraclavic.

	[Truncus sympath.]
Rr. spinales.	Nn. cerv. III, IV, V, VI.
Rr. cutanei.	Rami plex. cervic.
A. cervialis superficialis.	N. cerv. IV (Ram. ant.).
	Nn. supraclavicul.
	Plex. brachial. pars supraclav.
Rr. spinales.	N. cerv. V.
Rr. cutanei.	N. facial. ram. colli.
	N. accessorius.
	N. occipit. min.
	N. auricul. magn.
	Nn. subcut. colli med. et inf.
A. transversa scapulae.	Plex. brachial. pars supraclavic.
	N. thoracalis lat.
	N. suprascapul.
	N. dors. scapulae.
Art. dorsalis scapulae.	N. dors. scapulae.
A. intercostalis suprema.	Plex. brach. pars supraclavic.
A. cervicalis profunda.	Plex. brach. pars supraclavic.
	[Gangl. cervic. med.]
Rami spinales.	Nn. cerv. VI, VII, VIII.
A. transversa colli.	N. accessorius.
	Plex. brach. pars supraclavic.
Rami spinalis.	Nn. cerv. III, IV, V.
R. supraspinatus.	N. accessorius.
A. axillaris.	Plexus brachialis pars infraclav.
	[N. thoracal. ant.]
	N. medianus.
	N. ulnaris.
	N. radialis.
R. muscularis ad m. pectoralem maiorem.	N. cut. antibrachii med.
A. thoracoacromialis.	Nn. thoracal. ant.
	N. intercostobrachial.
A. thoracalis lateralis.	N. thoracal. long.
	Nn. subscapulares.
	N. intercostobrachial.
A. subscapularis.	Plex. brachial. pars infraclav.
	N. subclavius.
	[N. musculocutan.]
A. circumflexa humeri posterior.	N. axillaris.
	N. cutan. antibrachii post.
Ram. deltoideus.	N. cut. brachii lat.
A. brachialis.	N. musculocutaneus.
	N. medianus.
	N. ulnaris.
	N. radialis.
Rr. musculares.	N. musculocutaneus.
	N. cut. antibrachii med.
	N. ulnaris.
R. muscularis ad musc. pronatorem teretem.	N. cut. antibr. med. r. vol.
R. muscularis ad musc. tricipitem.	N. ulnaris.

Rami cutanei.	N. cut. brachii med.
A. profunda brachii.	N. radialis.
	N. cut. antibrachii dors.
Rami musculares.	
ad. m. tric.	N. radialis.
ad. m. brachial.	N. radialis.
ad. m. brachiorad.	N. radialis.
Rami cutanei.	N. cutan. brachii med.
	N. cut. antibrachii dors.
Art. collat. rad. rr. cut.	N. cut. brachii post.
A. bicipitalis.	N. medianus.
	N. cut. antibrach. med.
A. collaterialis ulnaris superior.	N. ulnaris.
A. collateralis ulnaris inferior.	N. medianus.
A. plicae cubiti.	N. musculocutaneus.
	N. medianus.
	N. cut. antibrachii med.
A. radialis.	N. medianus.
Rami musculares.	N. radialis ram. superf.
Rami cutanei.	N. cut. antibrachii lat.
	N. radial. ram. superf.
Art. recurrens radialis.	N. musculocutan.
	N. radial. ram. superf.
	N. radial. ram. prof.
Rami cutanei.	N. cut. antibrachii lat.
Ram. volaris superficialis.	N. med. ram. ad thenar.
Aa. metacarpeae dors. I—III. rr. cut.	N. radial. ram. superf.
Aa. metacarpeae dorsales.	Nn. digit. dors.
Aa. digitales dorsales.	Nn. digit. dors.
[nari.	N. radial. ram. superf.
Ram. anastomoticus cum art. ul-	N. medianus.
A. ulnaris.	N. medianus.
	N. ulnaris.
	N. ulnar. ram. vol. manus.
Rami musculares.	
ad. m. flexorem digitorum sublimem.	N. medianus.
ad. m. flexorem carpi ulnarem.	N. ulnaris.
Rami cutanei.	N. cut. antibrach. med.
	N. cut. antibr. med. ram. vol.
Art. recurrens ulnaris.	N. medianus.
	N. ulnaris.
Art. interossea communis.	N. medianus.
Art. interossea dorsalis rr. cutanei.	N. cut. antibrach. dors.
	N. radial. ram. prof.
Art. interossea volaris.	N. interosseus vol.
	N. medianus.
Art. mediana.	M. medianus.
Ram. carpeus dorsalis.	N. ulnar. ram. vol. manus.
	N. ulnar. ram. dors. man.
Ram. volaris profundus.	N. ulnaris.
	N. ulnar. ram. prof.
Arcus volaris superficialis.	N. medianus.

	Nn. digit. volar.
	N. ulnar. ram. superf.
Aa. digitorum volares communes.	Nn. digit. vol. comm.
Aa. digitorum volares propriae.	Nn. digit. vol. propr.
Aorta thoracalis.	
Rami viscerales.	
Aa. bronchiales.	N. vagus.
Aa. oesophageae.	N. vagus.
Rami parietales.	
Aa. intercostales.	Truncus sympathic.
	Nn. intercostales.
Rr. spinales.	Nn. intercostal. rad. et gangl.
Rr. dorsales.	Nn. intercost. rami dorsal.
Rr. perforantes.	Nn. intercost. rami perf.
Art. subcostalis.	N. subcostalis.
Aorta abdominalis.	
Aa. lumbales I—IV.	Plexus lumb.
	Trunc. sympathic.
A. lumbalis IV.	N. obturatorius.
	N. femoralis.
Aa. lumbales I—IV.	
Rami dorsales.	Nn. lumb. I—IV. rami dors.
Rami spinales.	Nn. lumb. I—IV. rad. et gangl.
Aa. lumbales II—III.	
Ramus iliacus.	N. subcostalis.
A. sacralis media.	Nn. sacrales.
A. iliaca communis.	
Ram. muscularis ad musc. psoas.	N. lumboinguinal.
	N. spermatic. ext.
A. hypogastrica.	
A. iliolumbalis.	
Ram. lumbalis.	Plexus lumbal.
	N. obturatorius.
ram. spinalis.	N. lumb. V. rad. et gangl.
ram. dorsalis.	N. lumb. V. ram. dors.
Ram. iliacus.	N. femoralis.
A. sacralis lateralis.	Nn. sacrales.
	Trunc. sympathic.
Ram. spinalis.	Nn. sacral. rad. et gangl.
A. obturatoria.	N. obturatorius.
A. glutaea superior.	Plex. ischiadicus.
	N. glutaeus sup.
A. glutaea inferior.	Plex. ischiadicus.
	N. glut. inf.
	N. cut. fem. post.
	N. ischiadic.
A. pudenda interna.	Plex. ischiadicus.
	N. ischiadicus.
	Plex. pudendus.
	N. pudendus.
Art. dorsalis penis.	N. dorsal. penis.
A. iliaca externa.	
Rami musculares.	

ad. m. psoas.	N. femoralis.
	N. lumboinguin.
	N. spermat. ext.
Ram. iliacus.	N. femoralis.
A. epigastrica inferior.	
Art. spermatica externa.	N. spermat. ext.
A. circumflexa ilium profunda.	N. subcostalis.
	N. iliohypogastric.
	N. ilioinguin.
	N. cut. fem. lat.
Ram. ad m. iliopsoas.	N. femoralis.
Ram. transversus.	N. femoralis.
A. femoralis.	N. saphenus.
Rr. inguinalis.	N. ilioinguinalis.
Rr. musculares.	N. femor. ram. post.
	N. saphenus.
ad. m. sartorium.	[N. cut. fem. lat.]
ad. m. adductorem longum.	N. saphen. min.
Rr. cutanei.	N. cut. fem. med.
	N. saphen. min.
Art. epigastrica superficialis.	N. lumboinguin.
	N. femoralis.
Art. profunda femoris.	N. femoralis.
	N. femor. ram. ant.
	N. fem. ram. post.
Rami cutanei.	N. cut. fem. med.
Art. circumflexa femoris medialis.	[N. obturatorius.]
	N. cut. fem. post.
	N. ischiadicus.
Art. circumflexa femoris lateralis.	N. femoral.
	N. femor. ram. ant.
	N. cut. fem. med.
	N. saphen. minor.
	N. femor. ram. post.
	[N. ischiadic.]
Aa. perforantes.	N. ischiadicus.
	N. peronaeus comm.
	N. tibialis.
Rr. cutanei.	N. cut. fem. lat.
	N. cut. fem. post.
A. genu suprema.	N. saphenus.
A. poplitea.	N. peronaeus comm.
	N. tibialis.
Art. genu superior lateralis.	N. peronaeus comm.
	[R. anast. peron.]
Art. surales.	N. tibial.
Ram. superficialis.	N. sural.
A. suralis lateralis.	N. peron. comm.
R. superficialis.	R. anast. peron.
A. tibialis anterior.	N. cut. dors. med. et intermed.
	N. peron. prof.
Rr. musculares.	N. peronaeus superf.
R. cutanei.	R. anast. peron.

Ram. fibularis.	N. peron. prof.
Art. malleolaris anterior media.	N. peron. prof.
Art. dorsalis pedis.	N. cut. dors. med. et intermed.
	N. peron. prof.
Art. tarsea lateralis.	N. cut. dors. med. et intermed.
	N. cut. dors. lat.
Art. metatarsea dorsalis.	N. cut. dors. med. et interm.
	N. cut. dors. lat.
Art. metatarsea dorsalis I.	N. peron. prof.
A. tibialis postica.	N. tibialis.
Rami cutanei.	N. saphenus.
Art. peronaea.	
rr. cutanei.	N. cut. surae lat.
Art. malleolaris posterior lateralis.	N. cut. dorsi lat.
Art. plantaris medialis.	N. plant. med.
Art. plant. lateralis.	N. plant. lat.
	N. plant. lat. ram. superf.
Arcus plantaris.	N. plant. lat. ram. prof.
Aa. metatarseae plantares.	Nn. digit. plant.
	N. plant. ram. superf.
Aa. digitales plantares.	Nn. digit. plant.

Literatur.

Arnold: Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. II. 1847.

Arnold: Ueber den Ohrknoten. 1828.

Barkow: Blutgefässe der Säugethiere. 1866.

Boyer: Traité d'anatomie de l'angéiologie. T. III.

Cruveilhier: Traité d'anatomie descriptive. T. III. 1834.

J. Deyl: Ueber den Eintritt der Art. centr. retin. in den Sehnerven beim Menschen. (Anat. Anz. Bd. 11. N. 22. 1896.)

Durand et Commandeur: Notes anatomiques I. Contribution à l'étude des vasa nervorum. Artères du nerf obturateur. (La province médicale 1895.)

H. Duret: Recherches anatomiques sur la circulation de l'encéphale. (Archive de physiologie 1874.)

C. Gegenbaur: Lehrbuch der Anatomie des Menschen II. 1892.

W. Gruber (1): Zeitschrift der Gesellschaft der Aerzte zu Wien. 1852. II.

W. Gruber (2): Zur Anatomie der Art. radialis. (Archiv für Anat. u. Phys. 1864.)

A. v. Haller: Icones anatomicae. Fasc. I—VIII. 1743—1756.

J. Henle: Handbuch der Gefässlehre des Menschen. 1868.

Heubner: Ernährungsgebiete der Hirnarterien. (Centralblatt der med. Wissensch. 1872 Nr. 52.)

E. E. Hoffmann: Lehrbuch der Anat. des Menschen Bd. II.

M. Holl: Zerreissung der Knieekehlen-Gefässe und Nerven bei Streckung einer Kontraktur. Archiv für klin. Chirurgie 1878. B. XXII.

Hyrtl (1): Lehrbuch der Anat. des Menschen. 1863.

Hyrtl (2): Ueber normale und anormale Verhältnisse der Schlagadern des Unterschenkels. (Denkschrift der math.-naturw. Klasse der K. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. XXIII.)

H. Kadyi: Ueber die Blutgefässe des menschl. Rückenmarkes. Lemberg 1889.

Th. Leber: Bemerkungen über die Circulationsverhältnisse des Opticus und der Retina. (v. Graefe's Archiv. XVIII. 2.)

Luschka: Anatomie des Menschen. 1862—1865.
J. C. A. Mayer: Anat. Beschreibung der Blutgefässe des menschl. Körpers. 1788.
F. Meckel: Handbuch der menschl. Anatomie. Bd. III. 1817.
Merkel: Makrosk. Anat. des Auges. (Graefe-Sämisch's Handb. der gesammt. Augenheilk. Bd. I.)
Fr. Meyer: Zur Anat. der Orbitalarterien. (Morphol. Jahrbuch Bd. XII. 1887.)
H. Meyer: Ueber die Art. mediana antebrachii. (Henle und Pfeiffer's Zeitschrift. Bd. VII. Heft 2.)
Portal: Anatomie médicale. Vol. III.
Quain: Anat. and oper. surgery of the arter. of the human body. London. 1844.
Quénu et Lejars (1): Les artères et les veines des nerfs. (Comptes rendus. T. CXI. Nr. 17.)
Quénu et Lejars (2): Étude anatomique sur les vaisseaux sanguins des nerfs. (Archives de Neurologie. 1892.)
L. Ranvier: Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs. (Archives de physiologie. IV. 1872.)
N. Rüdinger: Ueber die Verbreitung des Sympathicus in der animalen Röhre, dem Rückenmark und Gehirn. München 1863.
G. Schwalbe (1): Lehrbuch der Neurologie. 1880.
G. Schwalbe (2): Anatomie der Sinnesorgane. 1887.
G. Schwalbe (3): Mikrosk. Anat. des Sehnerven. (Graefe-Sämisch's Handb. der gesammt. Augenheilk. Bd. I.)
Sömmering (Theile): Lehre von den Muskeln und Gefässen des menschl. Körpers. II. 1841.
Tiedemann: Tabulae arteriarum. Karlsruhe 1822. Supplement. 1846.
M. Tillaux: Des affections chirurgicales des nerfs. (Thèse d'agrégation. 1866).
F. A. Walter: Angiologisches Handbuch. 1789.
M. J. Weber: Handbuch der Anatomie des menschl. Körpers. Bd. II. 1845.
O. Zuckerkandl: Zwei Fälle von Collateralkreislauf. (Mediz. Jahrbücher. Wien 1885.)

Ein Fall von Verdoppelung des Zeigefingers.

Von

Dr. W. Pfitzner,

Professor in Strassburg.

Hierzu Tafel XVI.

Der Liebenswürdigkeit meines Freundes und Kollegen, des Herrn Dr. A. Prenant, Professor an der medicinischen Fakultät der Universität Nancy, verdanke ich die Zusendung eines höchst interessanten Präparats. Dasselbe stellt eine Missbildung des Daumens dar, die auf einem eigenthümlichen Vorgang beruht: nämlich auf einer Verdoppelung des Zeigefingers und auf einer Vereinigung der einen Hälfte desselben mit dem Daumen. Das betr. Individuum hatte an seiner im Uebrigen durchaus normalen Hand während des Lebens einen auffallend kleinen Zeigefinger und einen geradezu monströsen Daumen; dagegen nach der Maceration einen relativ ganz normalen Daumen und zwei ebenfalls relativ ganz normale, nur unverhältnissmässig kleine Zeigefinger.

Die Liebenswürdigkeit meines Freundes ging aber so weit, mir nicht nur dieses höchst werthvolle Kabinetstück zur Ansicht zuzusenden, sondern auch mir unaufgefordert zu gestatten, es zu untersuchen, zu zerlegen und zu beschreiben.

Die Beschreibung von Missbildungen stellt heute höhere Anforderungen als ehedem, gemäss der geläuterteren Auffassung vom Wesen der Missbildung.

Die älteste Auffassung der Missbildung ist die des „Lusus naturae". Ein Kalb mit zwei Köpfen anstatt mit einem, ein Kind mit einem Hundskopf anstatt mit einem Menschenkopf, das waren Dinge, mit denen die Natur den wissbegierigen Menschen äffte, verspottete, mittelst derer sie in ihrer Launenhaftigkeit mit dem Menschen ihr Spiel trieb;

ja, noch früher waren sie Portenta, Ungeheuer, vorbedeutungsvolle Phänomene, die den Menschen aufschrecken, auf drohende Ereignisse gefasst machen sollten (cf. Gregor von Tours, ältere Chroniken des Mittelalters etc.).

Erst als Warnzeichen, dann als Spottbild aufgefasst, wurden die Missbildungen später als sozusagen Fabrikationsfehler gedeutet. Die Natur bringt das Gebilde nicht ganz fertig, entweder indem sie es überhaupt unvollendet lässt oder indem sie neben das Ziel vorbeischiesst: Missbildungen mit gänzlichem Fehlen oder Verkümmerung einzelner Theile; solche mit übermässiger Entwicklung einzelner Theile; endlich solche bei denen einzelne Theile gänzlich missrathen, nämlich nach einem falschen Typus, nach einem falschen Vorbild ausgefallen sind. Letztere waren jetzt die interessantesten. Wenn die Natur, als sie einen Menschenkopf herstellen wollte, es nur zu einem Hundskopf brachte oder zu einem Vogelgesicht, so schien die genauere Betrachtung eines solchen Falles die Aussicht zu bieten, hinter die Fabrikationsgeheimnisse der Natur zu kommen.

Unserer heutigen Auffassung nach sind die Missbildungen das Ergebniss von störenden Eingriffen in den Entwicklungsgang des Individuums. Die Endresultate solcher anomalen Entwicklungen lassen sich etwa in folgende Kategorien ordnen:

I. Abweichungen in der gegenseitigen Lagerung (z. B. Situs inversus).

II. Dystrophie und Hypertrophie.

III. Verdoppelung und Verschmelzung, also Zahlvermehrung oder -verminderung der Einzeltheile des Organismus.

IV. Vorzeitige Beendigung oder ausbleibender (rechtzeitiger) Abschluss des typischen Entwicklungsganges; d. h. es kann die Entwicklung stehen bleiben auf einer Stufe, die normalerweise nur eine Vorstufe darstellt, oder sie kann weiter gehen, so dass die normale Endstufe zur Vorstufe wird. Im ersteren Falle haben wir ein Bestehenbleiben embryonaler (bez. infantiler) Zustände, im letzteren eine Fortführung über das (normale) Ziel hinaus.

Die interessantesten Fälle sind im Allgemeinen die der vierten Kategorie. Nach dem Grundgesetze, dass die Ontogenie eine Rekapitulation der Phylogenie darstellt, haben wir in ihnen einen Rückblick in die Vergangenheit resp. einen Ausblick in die Zukunft.

Fälle, die das letztere gewähren, sind im Allgemeinen seltener, oder wenigstens schwieriger als solche zu erkennen. Das Fehlen eines Fingers gehört in die zweite Kategorie als Ergebniss von Dystrophie (sog. „Monstrum per defectum"); das gänzliche Fehlen des dritten Molaren dagegen in die vierte, als Endresultat einer zwar schon deutlich erkennbaren, aber bis jetzt normalerweise erst eben eingeleiteten Entwicklungsreihe, die auf die Eliminirung des letzten Backzahns hin-

zielt. Ein anderes Beispiel ist die Zweigliedrigkeit der kleinen Zehe des Menschen; zwar findet sich die Verschmelzung zwischen Mittel- und Endphalanx schon in etwa einem Drittel der Fälle, aber die Fälle, in denen das Endstadium erreicht ist, sind äusserst selten: eine absolute Assimilirung der Mittelphalanx, bis zu dem Grade, dass dieselbe an der Endphalanx auch nicht mehr andeutungsweise abgegrenzt war, habe ich unter ungefähr 1000 Füssen eigentlich nur ein einziges Mal verwirklicht gesehen.

Man wird vielleicht diese Fälle überhaupt nicht als Missbildungen anerkennen wollen, da sie innerhalb der natürlichen Entwicklungsbahn liegen; aber dasselbe thut doch auch das (offene) Foramen ovale septi atriorum, die angeborene Halsfistel u. s. w., die beim Menschen doch gewiss eine ausgesprochene Missbildung bedeuten. Als Missbildung (im weiteren Sinne) bezeichne ich eben alles, was in den gegenwärtigen Aufbau des Menschen nicht, resp. nicht mehr oder noch nicht, hineingehört, kurz was nicht normal ist, entweder einfach anomal, oder nicht mehr normal, oder noch nicht normal.

Ich kann indessen gerne einräumen, dass diese Fälle sich im Allgemeinen mehr mit dem Begriff Variation als mit dem Begriff Missbildung decken — es kommt hier nichts darauf an. Eine scharfe Scheidung beider Begriffe lässt sich nicht vornehmen, das sehen wir an den Fällen vorzeitiger Beendigung des Entwicklungsganges. Das Selbstständigbleiben des Os centrale carpi bezeichnen wir als Varietät, das Offenbleiben des Foramen ovale als eine Missbildung; und doch handelt es sich bei beiden Fällen um das Bestehenbleiben eines beim Embryo normalen Zustandes.

Mit dem Worte Missbildung verbinden wir den Begriff, dass dieser Zustand für das Funktioniren des Gesammtorganismus eine Störung, eine Beeinträchtigung bedeute. So ist das (totale) Offenbleiben des Foramen ovale eine schwere Störung; aber auch das Bestehen einer Halsfistel, das Fehlen eines Fingers, die (etwas beträchtlichere) Verkürzung einer Extremität u. s. w. ist immerhin eine, wenn auch noch so unwesentliche, Beeinträchtigung. Also auch das Hineinziehen der funktionellen Bedeutung der Abweichung vermag nicht Varietät und Missbildung von einander abzugrenzen; denn wer will z. B. mit Sicherheit entscheiden, ob das Selbstständigbleiben des Os centrale carpi wirklich ohne jeglichen Einfluss auf das Funktioniren der Handgelenke ist?

Den ontogenetischen Stadien entsprechen jedesmal phylogenetische: an der Gültigkeit dieses Satzes ändern die Erscheinungen der Cänogenese nichts, da letztere im Wesentlichen nur Verschiebungen, und allerhöchstens Abkürzungen des Entwicklungsganges bewirkt. Missbildungen, die aus Entwicklungshemmung hervorgehen, sind also Atavismen. Selbst z. B. Hasenscharte und Wolfsrachen sind eigentlich

Atavismen, nur durch die Cänogenese unkenntlich gemacht, verschleiert.

Vom Atavismus sollte man dagegen als besondere Unterart trennen die Palingenese. Eigentliche Palingenese ist der Bedeutung nach das anomale Wiederauftreten von etwas bereits Verlorenen. Sie umfasst also nicht die Fälle, in denen etwas erhalten bleibt, was sonst im Laufe der ontogenetischen Entwicklung zu Grunde geht, sondern die, in denen etwas ausnahmsweise wieder auftritt, was in der Norm, wenigstens soweit wir erkennen können, garnicht mehr angelegt wird, was aber bei irgend einem Vorfahren ausgebildet war. Selbstständigkeit des Os centrale carpi beim Menschen ist ein Hemmungsatavismus; dagegen würde atavistische Hyperdaktylie und Hyperphalangie eine Palingenese darstellen. —

Die ausserordentlichen Fortschritte, die der Ausbau der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Anatomie in der Erkenntniss und dem Verständniss teratologischer Erscheinungen herbeiführte, haben dazu verleitet, allzuviel Fälle auf diesem Wege erklären zu wollen. Ich erinnere hier nur an das warnende Beispiel der Carl Vogt'schen Affenmenschen: diese Mikrocephalen gehörten in die zweite Kategorie: (partielle) Dystrophie und nicht in die vierte: Atavismus. Ebenso hat man Fälle der dritten Kategorie fälschlich in die vierte eingereiht: Hyperdactylie beim Menschen, die man als Atavismus, speciell als Palingenese, deutete, während sie eine auf Spaltung der Anlage beruhende Verdoppelung darstellt.

Als Norm muss uns der Zustand gelten, den wir übereinstimmend in der grossen Mehrzahl der Fälle finden. Da von solcher Norm in der ontogenetischen Entwicklung die Palingenesen und die reinen Teratologien gleicherweise ausgeschlossen werden, so kann die Embryologie allein nicht die Entscheidung liefern, was im gegebenen Falle vorliegt, also z. B. ob es sich um Doppelbildung oder um das Wiederauftreten eines verloren gegangenen Fingers handelt. In solchen Fällen müssen wir meistens mit dem Beweis per exclusionem arbeiten, oder wir müssen aus Analogien die grössere Wahrscheinlichkeit berechnen. So können wir z. B. bei Verdoppelungen der Mittelfinger die Palingenese als durchaus unwahrscheinlich ausschliessen. Eine Wiederholung im Spiegelbild deutet auf Spaltung der Anlage und schliesst damit die Palingenese als Ursache aus. Gebilde mit Formen, die nachweislich erst vor Kurzem erworben sind, können nicht Palingenesen von Zuständen sein, die weit vor jener Erwerbung liegen. Eine Phalanx mit deutlich ausgesprochener Endschaufel (Tuberositas unguicularis) kann keine Palingenese einer Mittelphalanx sein, wenn auch distal von ihr noch eine Phalanx sich befindet; u. s. w. u. s. w.

Also gerade die Erscheinungen der Palingenese nöthigen uns, die Formen der teratologischen Bildungen genauer zu ergründen; denn

diese geben uns, wenn wir sie richtig zu erfassen vermögen, in der Regel schon den gewünschten Aufschluss. Aber auch die einfachen Hemmungsbildungen, das einfache Erhaltenbleiben embryonaler Zustände beim Ausgewachsenen, lehrt uns häufig bei genauerer Betrachtung manches, was uns der Embryo, wo dieser Zustand der Norm angehört, weniger gut erkennen lässt — allein schon in Folge der bedeutenden Zunahme der Dimensionen, dann aber auch, weil des Stehenbleiben auf einer gewissen sonst transitorischen Stufe keineswegs alle Weiterentwicklung durchweg ausschliesst. Vielmehr geht die übrige Entwicklung nach Ausfall eines Zwischengliedes weiter, so gut es eben ohne diese Zwischenstufe geht.

Dies gilt ebenso für die Entwicklungsbeeinträchtigungen, die der zweiten, und namentlich, die der dritten Kategorie angehören. Nehmen wir z. B. die einfache Spaltung einer Anlage. Mit der blossen Verdopplung des aus der Anlage Hervorgehenden ist es nicht gethan; die Entwicklung schreitet unter veränderten Bedingungen weiter, mit einem Wort, die Natur hat ein Experiment angestellt, als sässe sie als Schülerin im Laboratorium von Born oder Roux. Das Endprodukt des Entwicklungsganges ist nicht einfach das normale Gebilde in der Zweizahl statt in der Einzahl, sondern es weichen die Zwillinge mehr oder weniger vom normalen Gebilde ab und beeinflussen gleichzeitig die Ausbildung der Nachbargebilde. Was aber häufig noch wichtiger und bedeutungsvoller ist, die beiden Zwillinge entwickeln sich keineswegs immer gleichmässig, sondern nicht selten nach zwei verschiedenen Richtungen hin, was eine lehrreiche Vergleichung ermöglicht. Schliesslich scheint ein solcher experimenteller Eingriff der Natur, wie er den Fällen der dritten Kategorie zu Grunde liegt, als Störung schlechtweg zu wirken, die den Gang hemmt, aufhält, verzögert; so dass wir ihm das Auftreten atavistischer Formen zu verdanken haben können. So kann' eine von Haus aus rein pathologische Ursache zum Bestehenbleiben embryonaler Formen oder Zustände Anlass geben, eine rein pathologische Bildung mit atavistischen oder selbst palingenetischen Erscheinungen verquickt sein.

Ich habe kürzlich einen Fall[1]) genauer beschrieben, bei dem beiderseits die fünfte Zehe verdoppelt war. Die jedesmaligen Zwillinge waren ungleich. Nun konnte ich an anderen Beispielen nachweisen, dass solche Ungleichheit nichts Seltenes ist. Aber bei diesen Fällen handelt es sich darum, dass die Ungleichheit durch Rückbildung (bez. durch weitergehende Rückbildung) des einen Zwillings bedingt war. In jenem Falle handelte es sich dagegen um etwas ganz anderes: die Spaltung der Anlage der fünften Zehe hatte geführt zur Bildung einer

[1]) Ein Fall von beiderseitiger Doppelbildung der fünften Zehe. Morph. Arbeiten V. 1895.

normalen fünften und einer normalen vierten Zehe, d. h. einer Zehe mit den Specialformen der fünften, und einer Zehe mit den indifferenteren Formen der zweiten bis vierten Zehe. Damit, dass die nach der Zählung als sechste zu bezeichnende Zehe die für den Menschen charakteristischen typischen Eigenformen der fünften Zehe aufwies, konnte ich die Annahme ausschliessen, dass diese Zehe die Palingenese einer Postminimus darstelle. —

Ich gehe nunmehr zur genaueren Beschreibung des vorliegenden Falles über.

Das Präparat stammt aus der Privatsammlung eines alten Arztes in der Umgegend von Nancy, aus dessen Nachlass Herr Prof. Prenant es für das anatomische Museum der medicinischen Fakultät in Nancy erwarb. Ueber die Vorgeschichte des Präparats waren leider keine näheren Angaben vorhanden.

Das Präparat war glücklicherweise als sog. Bänderpräparat („natürliches Skelet") trocken aufbewahrt; die Bänder und Gelenkkapseln waren geschickt, sorgfältig und mit grösster Schonung präparirt, sodass ich das Verhalten der Gelenkhöhlen etc. noch genau feststellen konnte. Ich liess es in diesem Zustande in seinen einzelnen Theilen abbilden, was Herr E. Kretz mit gewohnter Meisterschaft und in unbedingter Naturtreue ausführte. Hierauf liess ich das Präparat in ganz schwachem Alkohol aufweichen, um es weiter präpariren zu können. Schliesslich habe ich es macerirt und mit Draht wieder zusammengefügt. Das fertige Präparat wird jetzt wieder nach Nancy zurückgehen, um im dortigen anatomischen Museum zu verbleiben.

Ich gebe jetzt zuerst die Längenmaasse:

	I.	IIa.	IIb.	III.	IV.	V.
Metacarpale	44		62*	63	57	56
Grundphalanx	32	42*	42*	46	42	33
Mittelphalanx	— (5 [1]))	20*	21*	31	28	22
Endphalanx	20* (15 [1]))	20*	12*	19	20	18

(Die mit Sternchen versehenen Maasse sind als durch die Anomalie beeinflusst anzusehen.)

Nach den Ergebnissen meiner früheren Messungen des Handskelets [2]) handelt es sich hier höchst wahrscheinlich um ein männliches Handskelet; beim Weibe habe ich so hohe Maasse nur in ganz seltenen Ausnahmsfällen gefunden.

Das Capitulum des Metacarpale V zeigt an seiner volaren und ulnaren Fläche noch deutliche Reste der Epiphysenlinie: darnach schätze ich das Alter auf 18—24, wahrscheinlich etwa 20 Jahre.

[1]) Ueber die Zerlegung dieser Endphalanx in eine Mittelphalanx und eine eigentliche Endphalanx s. weiter unten.

[2]) Beiträge zur Kenntniss des menschlichen Extremitätenskelets. V. Beitrag. Morpholog. Arbeiten Bd. II, 1895.

Der Knochenbau ist nur mässig kräftig; die Profilirung der Knochen ist als schön zu bezeichnen.

Wenn man von folgenden Stücken absieht:

1. distales Ende des Metacarpale II; 2. distales Ende von Grundphalanx I; 3. Grund-, Mittel- und Endphalangen des verdoppelten Zeigefingers; 4. Endphalanx I,

so ist in allen übrigen Theilen das Handskelet nicht nur als durchaus normal, sondern geradezu als ein mustergültiges Modell zu bezeichnen!

Nach dem nicht macerirten Präparat (vgl. Fig. 1) ist anzunehmen, dass nur die radiale Spalthälfte des Zeigefingers mit dem Daumen vereinigt war, während die ulnare Hälfte während des Lebens keine stärkere Schwimmhautbildung zeigte als etwa ein normaler dritter Finger. Der monströse Daumen trug, wie die erhaltenen Reste erkennen lassen (vgl. Fig. 1) einen doppelten Nagel; dass der anscheinende Zeigefinger ebenfalls einen Nagel trug, lässt die Form der Endphalanx vermuthen.

Das macerirte Präparat lässt Folgendes erkennen:

1. Metacarpale II. Die Basis ist durchaus normal, der Mittelschaft stark verdünnt, das Capitulum dagegen etwas aufgetrieben. Seine Länge ist etwa um 4 mm zu gering. Das Capitulum ist nur soweit kuglig, als es die Grundphalanx IIb trägt; für die Grundphalanx IIa ist eine Hohlkugelfläche eingeschliffen (vgl. Fig. 5).

2. Grundphalanx IIa und b. Die Länge ist etwa normal, dagegen ist die Dicke in allen Theilen kaum die Hälfte der normalen. Das proximale Ende von IIb ist annähernd normal, das von IIa sieht dagegen aus, als sei unter die Basalfläche eine Halbkugel angelöthet, wodurch sie kuglig statt konkav geworden ist (vgl. Fig. 5). Das distale Ende lässt bei beiden noch die ursprüngliche Trochlea erkennen, aber der distale Abschnitt derselben ist zurückgebildet, da an beiden Halbfingern die Mittelphalanx in starker Beugestellung fixirt war, so dass wir hier fast von einer Subluxation reden könnten (vgl. Fig. 2).

3. Mittelphalanx IIa und b. Länge um etwa 5—6 mm zu gering. Dicke bei IIb weniger als die Hälfte der normalen; bei IIa hat es den Anschein, als hätte sie ursprünglich dieselben Dimensionen gehabt wie IIb, wäre aber behufs (in Folge?) Anschlusses an Grundphalanx I in radio-ulnarer Richtung auf das 2—3fache verbreitert. Proximale Gelenkfläche in Folge Nichtgebrauches verflacht; distale annähernd normal. An IIa haben sich accessorische Gelenkflächen für Grundphalanx I und für Endphalanx I ausgebildet (vgl. Fig. 2).

4. Endphalanx IIa und b. Länge bei IIa etwa 2 mm über die Norm, bei IIb etwa 6 mm unter der Norm; Dicke bei beiden bedeutend weniger als die Hälfte der normalen. Gesammtgestalt, von obigem abgesehen, annähernd normal. Proximale Gelenkfläche zeigt in Folge

Fixation (in schwacher Winkelstellung bei IIb, in Streckstellung bei IIa) die üblichen Folgeerscheinungen des Nichtgebrauchs.

5. Grundphalanx I. Länge etwa normal. Basis und Mittelstück durchaus normal. Distales Ende dorso-volar stärker abgeplattet, und ausserdem verändert durch das Hinüberdrängen der Endphalanx I nach radialwärts sowie durch die Anlagerung von Mittelphalanx IIa (vgl. Fig. 2).

6. Endphalanx I. Länge um etwa 3 mm zu gering. Basis vergrössert, trägt Gelenkflächen für Mittelphalanx IIa und für Endphalanx IIa. Mittelstück zu schwach, noch mehr Endschaufel. — Ausserdem zeigt diese Phalanx Besonderheiten, die ich weiter unten einer gesonderten Besprechung unterziehen werde. —

Die Gelenke liessen Folgendes noch erkennen:

1. Metacarpo-phalangealgelenk des Daumens. Alles absolut normal. Keine Fixations- oder Nichtgebrauchserscheinungen an Gelenkkapsel, Gelenkknorpel oder Form der Gelenkflächen, obgleich wegen der Verkuppelung mit Finger IIa die wirklichen Bewegungen doch sehr eingeschränkt gewesen sein müssen. Auf der Beugeseite lagen die beiden typischen Sesambeine, das ulnare normal, das radiale stark rudimentär. (Weitere Sesambeine waren an der Hand nicht entwickelt.)

2. Metacarpo-phalangealgelenk des Zeigefingers. Gemeinsame Gelenkkapsel und kommunicirende Gelenkhöhlen für die drei hier vereinigten Gelenke: a) Gelenk zwischen Metacarpale II und Grundphalanx IIa; b) zwischen Metacarpale II und Grundphalanx IIb; c) zwischen Grundphalanx IIa und Grundphalanx IIb. Die Ausdehnung der Knorpelüberzüge, die Weite der Gelenkkapsel und die Krümmungen der Gelenkflächen scheinen auf ausgiebige Bewegungen hinzudeuten.

3. Proximales Interphalangealgelenk beider Zeigefingerzwillinge. Beiderseits Fixation in etwa rechtwinkliger Beugestellung. Kapsel ringsherum straff. Gelenkhöhle erhalten, Knorpelflächen rauh, ursprüngliche Krümmung in unregelmässig plane Ebenen übergegangen. Auf dem nicht benutzten disto-dorsalen Abschnitte der ursprünglichen Gelenkfläche der Mittelphalanx ist der Knorpelüberzug verschwunden und die ursprüngliche Krümmung durch Abtragen der Konvexität vernichtet (vgl. Fig. 2).

4. Distales Interphalangealgelenk des ulnaren Zeigefingerzwillings. Fixation in schwacher Beugestellung. Gelenkhöhle erhalten, aber klein; Gelenkflächen annähernd plan; Knorpelflächen rauh; Gelenkkapsel ringsherum straff. Unbenutzter Theil des Gelenks wie beim vorigen.

5. Interphalangealgelenk des Daumens. Umfasst mit gemeinsamer Gelenkkapsel und einheitlicher Gelenkhöhle folgende Gelenke:

a) Gelenk zwischen Grundphalanx I und Mittelphalanx II a (erstreckt sich über die ganze Ausdehnung der Berührung); b) Gelenk zwischen Mittelphalanx II a und Endphalanx I; c) zwischen Mittelphalanx II a und Endphalanx II a; d, zwischen Endphalanx I und Endphalanx II a; e) zwischen Grundphalanx I und Endphalanx I. Alle diese Gelenke sind in Streckstellang fixirt, und diese Fixation hat bei allen Gelenken mit Ausnahme von e) dieselben Folgen gehabt wie bei den unter 3 und 4 aufgeführten Gelenken. Auffallenderweise ist bei dem Gelenk zwischen Grundphalanx I und Endphalanx I alles normal geblieben Glätte und Ausdehnung des Knorpelüberzuges, typische Krümmung und Konfiguration der Gelenkflächen!

Was wir bisher betrachtet haben, lässt sich dahin zusammenfassen:

Die Spaltung der Anlage hat zwei Finger hervorgehen lassen, die sich ziemlich genau so verhalten, als sei ein normaler Zeigefinger zerlegt in eine radiale und eine ulnare Hälfte. Die sonstigen Veränderungen können wir als sekundäre auffassen, hervorgerufen: a) durch die Immobilisation der Interphalangealgelenke; b) durch die Verkuppelung des radialen Zeigefingers mit dem Daumen (die ja auch die abweichende Konfiguration des Gelenks zwischen Metacarpale II und Grundphalanx II a hervorgerufen haben kann). Soweit handelt es sich also um das Auftreten rein pathologischer Erscheinungen, um die Folgen pathologischer Processe, die sich in frühester Embryonalzeit abgespielt haben, und sind atavistische Momente durchaus auszuschliessen.

Anders steht es aber um gewisse Erscheinungen an der Endphalanx des Daumens. Wie auf den Abbildungen (Fig. 2 und Fig. 6 zeigen die Streckseite, Fig. 3 die Beugeseite) deutlich hervortritt, unterscheidet sich ihre Gesammtform von der einer normalen Endphalanx des Daumens in folgender höchst auffälligen Weise: Das Knochenstück scheint aus zwei unvollständig verschmolzenen Abschnitten zu bestehen, einem Endstück, das einer Endphalanx entspricht, und einem Basalstück. Die Abgrenzung ist auf der Streckseite durch einen vom ulnaren Rande her einschneidenden Spalt markirt, vgl. Fig. 2 und Fig. 6. In dieser Abgrenzung entspricht das Endstück einer typischen Endphalanx. Was stellt dann aber das Basalstück dar?

Ich stehe nicht an zu behaupten, dass es die palingenetische Mittelphalanx vorstellt. Ich stütze diese Behauptung auf die Analogien, die die fünfte Zehe des Menschen darbietet. Bei ihr haben wir ganz genau entsprechende Bilder in der allmäligen Assimilation der Mittelphalanx durch die Endphalanx, und bei der grossen Häufigkeit der Füsse mit dieser Phalangenverschmelzung steht uns eine geschlossene Reihe von Uebergängen zur Verfügung. Wir haben da Fälle, in denen nur eine centrale Knochenbrücke zwischen beiden

Phalangen besteht; Fälle mit ringsherum laufender oder nur an den Seiten vorhandener Einkerbung; Fälle, in denen die Abgrenzung nicht mehr angedeutet ist und nur durch die Projektion einer normalen Endphalanx auf das Verschmelzungsprodukt wiederherzustellen ist. Dass es sich hier nicht um eine einfache Verschmelzung, sondern um eine echte Assimilation handelt, erkennen wir daran, dass mit der Intensität der Verschmelzung auch die Vereinheitlichung zunimmt. Aus der Verschmelzung geht nämlich schliesslich eine Endphalanx hervor, nicht etwa eine Kombination von Mittel- und Endphalanx. Und das beruht nicht etwa darauf, dass die Mittelphalanx immer rudimentärer geworden wäre; denn, wie ich ausführlich [1]) nachgewiesen habe, mit der Verkürzung der Mittelphalanx geht stets eine entsprechende Verlängerung der Endphalanx Hand in Hand.

Die Analogie mit den direkt beobachteten Erscheinungen an der fünften Zehe berechtigt also zu folgenden Schlüssen:

1. Die Zweigliedrigkeit des Daumens (und der grossen Zehe) ist auf dem Wege zu Stande gekommen, dass aus der Verschmelzung von Mittel- und Endphalanx allmälig eine typische, aber vergrösserte Endphalanx hervorging.

2. Das vorliegende Präparat stellt einen Fall dar, bei dem die Mittelphalanx des Daumens [2]) noch erhalten (zwar schon verschmolzen, aber noch nicht assimilirt) ist.

Man kann hiergegen nach zwei Richtungen hin Bedenken erheben.

Erstens kann man einwenden, dass es sich alsdann ja um einen Rückschlag bis in die Reptilienzeit handeln müsse, und dass ferner in der ontogenetischen Entwicklung der hier angenommene Bildungsmodus zum Ausdrucke kommen müsse, was nicht der Fall sei.

Ich erwidere darauf, dass der Mensch in seinem Skeletbau eine so grosse Menge ganz archaistischer Züge aufweist, dass wir beim Aufsuchen der direkten Vorfahren voraussichtlich gleich ganz bis auf die untersten Grenzen der Säugethierwelt zurückgehen müssen. Der embryologische Einwand besagt aber doch nur, dass wir für gewöhnlich in der embryonalen Entwicklung des Menschen kein erkennbares Stadium auffinden, das unserem Präparat entspricht. Das besagt aber doch nur, dass in den bis jetzt genauer untersuchten, viel zu wenigen Fällen im Knorpelstadium die Mittelphalanx stets schon vollständig assimilirt war. Wie sehr in solchen Fällen aber eine sorgfältigere und umfangreichere Forschung erforderlich ist, um zuverlässige Daten

[1]) Ein Fall von beiderseitiger Doppelbildung der fünften Zehe l. c.

[2]) Die Mittelphalanx hat eine Länge von 5 mm, die Endphalanx eine solche von 15 mm.

zu ergeben, das haben die Thilenius'schen Untersuchungen über den Carpus bewiesen.

Der zweite Einwand, der hier möglich ist, erscheint mir weit schwerwiegender zu sein. Die Zusammensetzung aus zwei Stücken könnte nämlich ebenfalls eine Verdopplung sein, hervorgegangen aus Spaltung der Anlage.

Wir kennen fast nur Verdoppelungen parallel zur Längsrichtung, nicht quer zur Längsrichtung; und doch scheinen auch solche vorzukommen.

Doppelbildungen des Stammes stehen parallel zur Längsrichtung: zwei Köpfe u. s. w. neben einander. Quere Verdoppelung, also z. B. ein Kopf vor dem anderen (in denselben Achse), sind nicht beobachtet. Auch an den Gliedmaassen haben wir nur Längsverdoppelungen, nicht Querverdoppelungen: zwei Hände, zwei Finger, zwei Zehen anstatt einer einzigen neben einander.

Nun führe ich aber in Fig. 7 einen sonderbaren Fall vor. Es ist die Endphalanx des dritten Fingers von der linken Hand eines Mannes.[1]) Die übrigen Skeletstücke dieser Hand (die rechte Hand ist noch nicht untersucht) sind absolut normal und schön geformt. Nur dieses Stück war anomal; ich habe nur dies aufbewahrt, da ich s. Z. (vor 3 Jahren) dem Befund keine besondere Bedeutung beilegte, sondern es mehr als Kuriosität betrachtete.

Das Präparat zeigt — statt näherer Beschreibung verweise ich auf die Abbildung — entschieden und ausgesprochen eine Verdoppelung der Endschaufel, und zwar nicht als eine gewöhnliche Verdoppelung, sondern als eine Wiederholung in der Längsachse. Ich glaube, dass man den Gedanken, als könnte dieses Gebilde durch Verschmelzung zweier neben einander liegenden Phalangen entstanden sein, vollständig ausschliessen kann. Auf dem distalen Ende der Endphalanx sitzt einfach nochmals eine Endphalanx, bestehend aus Endschaufel und noch etwas vom Mittelschaft; das Skeletstück besteht also aus einer vollentwickelten und einer rudimentären Endphalanx, die aber nicht neben einander, sondern hinter einander liegen!

Wir haben hier also eine wirkliche Hyperphalangie, aber eine auf pathologischer Basis sich aufbauende; Palingenese dürfte hier nach der äusseren Form durchaus auszuschliessen sein. Aus demselben Grunde aber möchte ich für das Daumenendglied der Prenant-schen Hand die Palingenese als einzig zulässige Erklärung ansehen; denn die muthmaassliche Mittelphalanx sieht doch durchaus nicht so aus, als wäre sie eine Wiederholung der Basis der Endphalanx. Im Gegensatz zu jener ist diese also eine palingenetische Hyperphalangie.

[1]) Leiche 1892/93 Nr. 41: 43 Jahre, 171 cm, Metzger aus Hessen. Knochenbau kräftig, Profilirung gut.

Es giebt noch eine dritte Art der Hyperphalangie; ich möchte sie als die regressive Hyperphalangie bezeichnen. Sie stellt eine Zerfallserscheinung dar und bedeutet die Einleitung einer gänzlichen Rückbildung des betr. Strahls. Als typischer Vorgang findet sie sich bei der Afterklauenbildung.

Letztere lässt sich, wie Retterer bekanntlich festgestellt hat, ontogenetisch nicht mehr verfolgen; wo die Afterklaue das normale Endstadium darstellt, wird das ausgefallene Stück im Knorpelstadium auch nicht mehr ausgebildet. Ich hatte mir nun — und das dürfte auch Anderen so gegangen sein — die Vorstellung gebildet, dass die Diskontinuität entstände durch Schwinden des Mittelstücks im allmäligen Uebergang von der Mitte nach beiden Enden hin; aber meine Untersuchungen über das Verhalten der Afterklaue beim Hunde haben mich eines Anderen belehrt. Beim Haushunde ist die Rückbildung der ersten Zehe des Hinterfusses, die auf dem Wege der Afterklauenbildung vor sich geht, noch im vollem Flusse; als ontogenetische Endstadien finden wir noch alle Uebergänge vom vollentwickelten Strahl bis zum letzten Rest in Gestalt eines Basalrudiments des Metatarsale. Nun war ich gerade in letzterer Zeit so glücklich, mehrere Fälle zu beobachten, die übereinstimmend zu beweisen scheinen, dass der Anfang der Afterklauenbildung nicht in einem allmäligen Schwunde, sondern in einer brüsken Quertrennung besteht.

Es würde zu weit führen, würde ich hier die vorliegenden Verhältnisse eingehender behandeln; ich muss das auf eine demnächst erscheinende besondere Publikation verschieben. Hier sei nur erwähnt, dass bei solchen allerersten Anfangsformen die beiden Hälften einander plane Flächen auf etwas aufgestauchten Enden zukehrten.

Um wieder auf unser Präparat zurückzukommen, so haben wir hier also eine, jedoch bereits in Rückbildung begriffene, Dreigliedrigkeit des Daumens. Einen dreigliedrigen Daumen hat kürzlich Staderini [1]) beschrieben, aber da der Fall am Lebenden bestand, so fehlen leider die näheren anatomischen Angaben. Andere Angaben über dreigliedrige Daumen, z. Th. kombinirt mit Nebendaumen, hat Windle [2]); doch liegt es nicht in meiner Absicht, jetzt näher auf die Einzelfälle einzugehen, da ich hier nicht auf eine erschöpfende Besprechung der Frage der Hyperphalangie und Hyperdaktylie beim Menschen eingehen kann. Nur nebenher möchte ich eine kürzlich erschienene interessante Mittheilung von Lebouco [3]) streifen, die sich auf einen Fall bezieht, wo bei einem Manne beiderseits der zweite und dritte Finger viergliedrig

[1]) Un pollice con tre falangi. Monitore zool. italiano t. V No. 6. 1894.

[2]) The occurence of an additional phalanx in the human pollex. Journ. of anat. Bd. 26. 1891.

[3]) De la brachydactylie et de l'hyperphalangie chez l'homme. Bull. de l'ac. r. de méd. de Belg. 30. Mai 1896.

waren. Die Viergliedrigkeit war zustande gekommen durch eine Zerlegung der Grundphalanx in ein proximales und ein distales Stück. Nach der Beschreibung und den Abbildungen scheint mir festzustehen: 1. dass es sich in diesem Fall nicht um eine palingenetische Hyperphalangie handelt; 2. dass es sich wahrscheinlich nicht um eine pathologische Hyperphalangie (Verdoppelung durch Quertheilung in Folge Spaltung der Anlage), sondern um eine regressive (Afterklauenbildung als Einleitung zur Ausmerzung des Fingers) handelt. Denn nach den Abbildungen liegt eine wirkliche Zerlegung vor, nicht eine, wenn auch nur unvollkommene Wiederholung; und noch weniger Erscheinungen einer in ihrem Verlaufe unterbrochenen Assimilation. Im Uebrigen muss ich die nähere Begründung und die ausführlichere Besprechung dieser Fragen auf die Zeit verschieben, wo meine Untersuchungen über Hyper- und Hypophalangie und Hyper- und Hypodaktylie bei Säugethieren so weit gediehen sind, dass mir eine übersichtliche Mittheilung berechtigt erscheint.

Bei unserem Fall, der Prenant'schen Hand, haben wir in der unvollkommenen Hyperphalangie des Daumens jedenfalls keine solche „regressive" H. wie im Lebocq'schen Falle; was ich wohl nicht näher zu begründen brauche.

Fassen wir nunmehr zusammen, was uns die Prenant'sche Hand bietet, so haben wir kurz Folgendes:

1. einen monströsen Daumen, entstanden durch Syndaktylie des eigentlichen Daumens mit einem Finger, sowie einen verkümmerten Zeigefinger, der nur die ulnare Hälfte des eigentlichen Zeigefingers darstellt, während die radiale Hälfte eben jener Finger ausmacht, der mit dem Daumen vereinigt ist;

2. (unvollkommene) Dreigliedrigkeit des Daumens als palingenetische Erscheinung;

also eine Kombination von Erscheinungen von Doppelbildung, Syndaktylie und Atavismus.

Wie weit diese Erscheinungen genetisch oder kausal unter sich zusammenhängen, wird nicht festzustellen sein. Es liegt ja nahe anzunehmen, dass ein halber Finger eine grössere Neigung zur Syndaktylie habe als ein ganzer, und dass andernseits eine (wahrscheinlich ja sehr frühzeitig eingetretene) Syndaktylie als retardirendes Moment wiederum das Auftreten von palingenetischen Erscheinungen begünstigt haben könne. Aber es wird sich kaum lohnen, diese Möglichkeiten weiter zu erwägen.

Strassburg i/E., im Oktober 1896.

Erklärungen der Abbildungen auf Tafel XVI.

Sämmtliche Abbildungen sind genau in natürlicher Grösse ausgeführt.

Gemeinsame Bezeichnungen:

I = Daumen. — II = Zeigefinger. — IIa = radialer Zwilling, IIb = ulnarer Zwilling des verdoppelten Zeigefingers.

Fig. 1. Daumen und Zeigefinger vor der Maceration (incl. der distalen Hälfte des zugehörigen Metacarpale). Dorsalansicht.

Fig. 2. Dasselbe nach der Maceration.

Fig. 3. Distales Ende des monströsen Daumens nach der Maceration. Volarfläche.

Fig. 4. Dorsalansicht des Metacarpo-phalangealgelenks des Zeigefingers. Vor der Maceration.

Fig. 5. Dasselbe, nach der Maceration.

Fig. 6. Endphalanx des Daumens, macerirt; Dorsalfläche.

Fig. 7. Endphalanx des Mittelfingers der linken Hand eines Mannes. Doppelte Endschaufel. a) Dorsalfläche, b) Volarfläche.

Ein Beitrag zur Kenntniss der sekundären Geschlechtsunterschiede beim Menschen.

Von

W. Pfitzner.

Hierzu 4 Textfiguren in Zinkotypie.

Inhalt.

Einleitung. Uebersicht über das Material. — Kap. I: Haarfarben. Häufigkeit. Zählung; Fehlerquellen: Nachdunkeln und Ergrauen. Aufhören der Nachdunkelung, Beginn des Ergrauens. Verschiedene Intensität des Nachdunkelns bei beiden Geschlechtern. Einfluss des Ergrauens auf die relative Häufigkeit von blondem und dunklem Haar. Häufigkeit von Dunkelgeborenen und Dunkelgewordenen bei beiden Geschlechtern. Wesen des Unterschiedes in der Haarfarbe beider Geschlechter. — Rothhaarige. — Kap. II: Irisfarbe. Ein Fall totaler Verschiedenheit zwischen rechtem und linkem Auge. — Altersveränderungen der Irisfarbe nicht nachweisbar, ausgenommen bei blauen Augen. Grössere Häufigkeit der dunklen Augen beim weiblichen Geschlecht. — Kap. III: Zusammentreffen der einzelnen Haar- und Augenfarben. Stärkeres Nachdunkeln des blonden Haares bei Dunkeläugigen. Häufigkeit der einzelnen Kombinationen; Geschlechtsunterschiede. Helläugige Schwarzhaarige als besonderer Typus; hauptsächlich Männer. — Anderer Eintheilungsmodus. Verschiedene Verschiebung der Haarfarbe innerhalb der einzelnen Augentypen. Geschlechtsunterschiede. — Irisfarbe der Rothhaarigen. — Anhang zu Kap. III: Erklärungsmöglichkeiten. Ergebnisse der Kreuzung von helläugigen Blonden mit dunkeläugigen Brünetten. Beobachtungen von Dr. Bergholz. — Kap. IV: Körperlänge. Körperhöhe und Leichenlänge. Dauer der Zunahme. Abnahme. Anscheinendes Auslese-Phänomen; Auflösung desselben. Geschlechtsunterschiede: Mittelzahlen und deren Quotienten. Gleichmässige Vertheilung der verschiedenen Grössen bei beiden Geschlechtern. — Kap. V: Kopf- und Gesichtsmaasse. Kopflänge, Kopfbreite, Kopfhöhe (Ohrhöhe); Gesichtsbreite (Jochbreite), Gesichtshöhe. — Mittelwerthe; Geschlechtsquotienten. Körperhöhe und eigentliche Körperlänge (s. Sitzhöhe). — Kap. VI: Kopf- und Gesichtsformen. Indices der Mittelwerthe. Vertheilung und Mittelwerthe der Indices. Längen-Breitenindex des Kopfes. Alters- und Geschlechtsunterschiede. — Breiten-

Höhenindex des Kopfes, Abnahme des Index während der Wachsthumsperiode. Geschlechtsunterschiede. — Breiten-Höhenindex des Gesichts. Zunahme des Index während des Wachsens. Infantiler Typus des weiblichen Gesichts.

Ergebnisse. Absolute Uebereinstimmung im ethnologischen Aufbau von Mann und Weib. Unterschiede lassen sich zurückführen entweder auf specifische Geschlechtseigenthümlichkeiten oder auf infantilen Typus.

Schlusswort. Gültigkeit der Ergebnisse nur für das hier untersuchte Material. Verwahrung gegen bedingungslose Verallgemeinerungen. —

Das interessante Buch von Havelock Ellis: Mann und Weib, das ich in der Uebersetzung von Hans Kurella [1]) kennen lernte, reizte mich, einen Theil der dort angeführten Daten an der Hand von mir zur Verfügung stehendem Materiale nachzuprüfen. Der Anreiz dazu war um so stärker, als Ellis mir — wie mir scheint, auch mit Recht — an einer Stelle [2]) unkritische Verwerthung gemachter Beobachtungen vorgeworfen hatte.

Diese Nachprüfungen habe ich ursprünglich zu meinem eigenen Vergnügen, und nebenbei zur Ausfüllung einer Reihe von mehr unfreiwilligen Mussestunden, die eine ernsthaftere Thätigkeit nicht zuliessen, angestellt. Hinterher aber schien es mir, als wäre eine Mittheilung der dabei festgestellten Ergebnisse an weitere Kreise nicht überflüssig, erstens weil in diesen Fragen zur Zeit noch jeder noch so kleine Zuwachs an Material seinen Nutzen hat, und dann, weil vielleicht das von mir benutzte Material, wenn es auch nur gering, und in manchen Punkten sogar zu gering an Menge ist, doch einige Vorzüge vor dem z. Th. ausserordentlich viel massenhafterem Material anderer Untersuchungsreihen darbietet.

Die benutzten Daten entnahm ich den Aufzeichnungen, [3]) die ich mir während meiner zwölfjährigen Thätigkeit am hiesigen anatomischen Institut gemacht hatte. Sie beziehen sich auf Leichen, die das hiesige anatomische Institut passirten. Darunter sind aber keineswegs bloss „Anatomieleichen“ zu verstehen, d. h. Leichen, die der Anatomie „verfallen“, sondern es sind einfach die Leichen der im hiesigen Bürgerspital Verstorbenen. Die Zahl der aus anderen Quellen (Gefängnissen, Zuchthäusern, Arbeitshäusern etc.) bezogenen Leichen beträgt kaum 5 % der Gesammtsumme, so dass sie gegenüber den „Spitalleichen“ vernachlässigt werden kann.

Diese Spitalleichen muss man sich nun aber nicht vorstellen als

---

[1]) Leipzig, Wigand 1895.

[2]) S. 231 der deutschen Ausgabe.

[3]) Diese wiederum sind zum weitaus grösseren Theile den Zählkarten der im hiesigen anatomischen Instut systematisch ausgeführten anthropologischen Leichenmessung (vgl. Mehnert, Bericht über die Leichenmessungen am Strassburger anatomischen Institut. Morphol. Arbeiten, Bd. IV, S. 1—30, 1894) entnommen; nur etwa $^1/_5$ der Beobachtungen habe ich unabhängig davon selbst gesammelt.

Leichen Heruntergekommener oder Verarmter. Nur etwa 10 % von ihnen werden nicht auf Kosten ihrer Angehörigen begraben; bei 90 % findet dies statt, ja bei etwa 10 % sogar in der kostspieligeren Form der sogenannten „Kapellenleiche". Das gesammte Material repräsentirt also keineswegs ausschliesslich die niedersten sozialen und ökonomischen Bevölkerungsklassen. Es fehlen allerdings fast ganz die obersten Stufen, aber zum Entgelt dafür sind gerade auch die alleruntersten Stufen, die eigentlichen Stromer und Lumpen, die Stammgäste der Arbeits- und Zuchthäuser, die heimathslosen Ausgestossenen der Gesellschaft, verhältnissmässig sehr spärlich, wohl zu spärlich, vertreten. Mit einem Worte, das Material der „Spitalleichen" giebt ein recht zuverlässiges Durchschnittsbild der ansässigen Bevölkerung.

Und zwar ist es die ansässige Bevölkerung von Unter-Elsass: von Strassburg und, mit allmälig abnehmender Häufigkeit, von seiner Umgebung in geringerer und grösserer Entfernung um Strassburg herum. Geboren sind sie allerdings zum kleineren Theile in anderen Ländern, in Ober-Elsass, Baden, Pfalz, Lothringen und in noch entlegeneren Ländern; aber ansässig oder wenigstens sesshaft anwesend waren sie mit verschwindenden Ausnahmen in Unter-Elsass. Sie waren also Unter-Elsässer, und ihre Kinder haben oder hätten als geborene Unter-Elsässer die bleibende Bevölkerung des Unter-Elsasses vermehrt. Besondere Momente, die ein anomales Fluktuiren der Bevölkerung veranlassen könnten, bestehen nicht; wir haben hier in dieser Beziehung Verhältnisse, wie sie überall die Bewohnerschaft einer gewöhnlichen Mittelstadt und ihrer weiteren rein ländlichen Umgebung aufweist.

Also ein recht homogenes Material, das vorher keine nennenswerthe Auslese nach irgend einer Richtung hin erlitten hat. Innerhalb dieses Materials sind nun alle Altersstufen[1]) vertreten, ausserdem in gleichem Maasse beide Geschlechter. Das sind in meinen Augen die grossen Vorzüge gegenüber dem Material anderer Untersuchungsreihen. Wohl haben letztere weit grössere Zahlen, die im Einzelnen weit zuverlässigere Durchschnittswerthe ergeben; aber es sind alsdann immer nur einzelne Klassen vertreten, nicht die ganze Bevölkerung: nur Rekruten, nur aktive Soldaten, nur Schulkinder, nur Arbeiterbevölkerung u. s. w.

Die einzige erwähnenswerthe Auslese, die stattgefunden hat, hat der Tod angestellt. Ganz ohne Bedeutung ist dieses Moment keineswegs; ich habe sogar kürzlich in einer rein anatomischen Frage dieses

[1]) Leider sind die so wichtigen Jahrgänge vom Anfang des 3. bis etwa zum 20.—25. Lebensjahre so schwach vertreten, dass der Entwicklungsgang in den einzelnen Erscheinungen immer nur seiner Richtung nach, aber fast nie nach seinen einzelnen Stadien genauer festgestellt werden konnte. Eine Ergänzung dieser Lücken wird sich nach einigen Jahren ausführen lassen, mit Hülfe der weiteren Zählkarten für die hier ausgeübte systematische Leichenmessung. Die Benutzung der bisherigen Zählkarten reicht bis zum 1. Mai 1896 resp. bis zur Leiche Nr. 2543.

Moment als das einzige nachweisen können, das für die Erklärung gewisser Erscheinungen in Betracht kommen konnte.[1]) Auch hier ist sehr wohl denkbar, dass es von Bedeutung sein könnte. Wenn z. B. blonde Kinder pathologischen Einflüssen leichter erlägen als brünette, so würden sie unter den Todten stärker vertreten sein als unter den Lebenden; wir würden demnach einen zu hohen Procentsatz der Blonden bekommen, wenn wir ihn nach den gestorbenen Kindern berechnen. Da wir indessen vorderhand keine Möglichkeit besitzen, diese Fehlerquelle unschädlich zu machen, so müssen wir es darauf ankommen lassen, ob sie die Richtigkeit unserer Ergebnisse trübt; und das können wir um so eher, als wir bis jetzt keinen Anlass haben anzunehmen, dass Individuen mit bestimmten Haar- oder Augenfarben, Körper- oder Kopfmaassen oder -formen in beträchtlicherem Maasse zum frühzeitigen Tode prädisponirt seien.

Es ist vielleicht nicht unnöthig zu betonen, dass unsere Spitalleichen zwar fast alle an Krankheiten verstorben sind, aber fast immer entweder an akuten oder an plötzlich verschlimmerten chronischen Leiden; ein Verpflegungshaus für chronisch Sieche stellt das hiesige Bürgerspital eigentlich nicht dar. Speciell für die Kinder ist zu erwähnen, dass ein sehr grosser Theil der Kinder vom ersten bis siebenten Lebensjahre an der Diphtheritis verstorben sind — was für unsere Zwecke dem Tod durch einen plötzlichen Unfall gleichzusetzen ist. Unser Material repräsentirt also auch keineswegs nur den minder lebensfähigen Theil der Bevölkerung. Dazu könnten nur die todtgeborenen oder während der Geburt resp. in den ersten Tagen nach der Geburt gestorbenen Kinder gerechnet werden: von diesen sind aber bis auf wenige Ausnahmen gar keine Notizen aufgenommen worden!

Ich gehe nunmehr zur Verwerthung meiner Notizen über, wobei ich aber ausdrücklich betonen muss, dass ich mich in diesem Aufsatz nur an den Leserkreis wende, der statistische Arbeiten zu lesen versteht; der sich also nicht ängstlich an die blosse Zahl bis zur letzten Decimalstelle klammert, sondern der weiss, dass bei jeder Mittelzahl, bei jedem Zahlenverhältniss eine Schwankungsbreite zu berücksichtigen ist, deren Ausschlagsgrösse von der Zahl der zu Grunde liegenden Fälle abhängt.

I. Haarfarbe.

Sind in der unterelsässischen Bevölkerung die Blonden beim männlichen Geschlecht stärker vertreten als beim weiblichen?

Ich mache hier nur die Rubriken: blond, braun, schwarz,

[1]) Vgl. Morphol. Arbeiten, Bd. VI, S. 504.

grau (d. h. die ursprüngliche Färbung des Haupthaares ist nicht mehr zu erkennen) und roth (rein roth, unter Ausschluss von rothblond etc.); die Unterabtheilungen lasse ich ganz fort, auf die Gefahr hin, dass z. B. die Rubriken „dunkelblond" und „lichtbraun" in einander laufen.

Auch ist die Haarfarbe ausschliesslich nach dem Kopfhaar bestimmt, Barthaar etc. ist niemals auch nur zur Unterstützung oder Aushülfe hinzugezogen worden. Schliesslich lasse ich die wenigen Fälle von reinem Rothhaar vorläufig ganz aus.

Von 1390 M. waren blond 462, braun 498, schwarz 136, grau 294; von 1078 W. waren blond 318, braun 471, schwarz 78, grau 211. Wir könnten nun so rechnen: unter den Personen mit konstatirbarer Haarfarbe (1096 M. und 867 W.) waren

	blond	braun	schwarz
M.	462 = 42,2 %;	498 = 45,4 %;	136 = 12,4 %
W.	318 = 36,7 %;	471 = 54,3 %;	78 = 9,0 %

Also beim weiblichen Geschlechte weniger Blonde und weniger Schwarze, aber mehr Braune? Aber, ob wir so rechnen, oder nach folgendem Ansatze:

von 1390 M. waren blond 33,2 %, braun 35,8 %, schwarz 9,8 %, grau 21,2 %
„ 1078 W. „ „ 29,5 %, „ 43,7 %, „ 7,2 %, „ 19,6 %,

es bleiben in der Rechnung eine gewisse Anzahl von Fehlerquellen.

Die erste Fehlerquelle liegt darin, dass das Haar bekanntlich seine Farbe wechselt. Eine mir nahestehende Dame hatte noch als Schulkind nach eigener Angabe und nach denen ihrer Altersgenossen das ausgesprochenste Flachsblond, wie es für die Kinder der cimbrischen Halbinsel typisch ist; im 30.—35. Lebensjahre waren die Haare dunkel kastanienbraun; jetzt, wo die Dame 65 Jahre zählt, möchte man fast glauben, dass das stark ergraute Haar ursprünglich schwarz gewesen sei.

Virchow[1]) hat bekanntlich den aus dieser Farbenänderung sich ergebenden Einwand dadurch zu entkräftigen gesucht, dass er meint, das Individuum, welches im schulpflichtigen Alter blond ist, müsse trotz etwaigen späteren Nachdunkelns als blond gerechnet werden, denn in einem rein brünetten Volke wären die Kinder niemals blond. Gewiss richtig, die Kinder z. B. von Negern, von Japanern sind niemals blond. Aber weshalb denn bei den Jahren des Schulbesuchs stehen bleiben? Wir müssen dann alle Individuen, die jemals blonde Haare gehabt haben, als blonde zählen. Wie wir nachher sehen werden, haben wir in Unter-Elsass unter den Kindern in den ersten beiden Lebensjahren ca. 87 % Blonde (M. 92 %, W. 82 %), unter den Erwachsenen

[1]) Vgl. Archiv für Anthropologie, Bd. XVI, 1886, S. 291.

vom 25. bis zum 45. Lebensjahre (dem Lebensalter, wo das Ergrauen die Resultate noch nicht beeinträchtigt) ca. 28 % Blonde (M. 33 %, W. 24 %). Unter 100 Erwachsenen wären demnach 28 Blondgebliebene, 59 anscheinend Brünette, in Wirklichkeit Blonde, und nur 13 % echte Braune (resp. Schwarze). Ich denke aber, wir nennen alle Haare braun, die thatsächlich braun sind, einerlei wie sie früher ausgesehen haben. Wollen wir den Procentsatz der Blond-, Braun- und Schwarzhaarigen bestimmen, so müssen wir eben solche Individuen nehmen, deren Haar-Umfärbung beendigt ist; und um dies thun zu können, müssen wir den Zeitpunkt, das Alter zu bestimmen suchen, jenseits dessen keine „Nachdunkelung" mehr stattfindet.

Die zweite Fehlerquelle steckt im Ergrauen, d. h. im Unerkennbarwerden der (definitiven) Haarfarbe. Wenn z. B. Braun- und Schwarzhaarige rascher und intensiver ergrauten als Blondhaarige, so würden unverhältnissmässig viele von ihnen in der Rubrik „grau" versteckt sein und dadurch würde der Procentsatz der Blonden, von denen weniger in Abzug gekommen wären, zu hoch ausfallen. Hier gilt es also, die Altersgrenze festzustellen, von der an das Zahlenverhältniss durch Latentwerden der Haarfarbe unsicher zu werden beginnt. —

Ich gebe nun vorerst die Uebersicht über das ganze Material.

Tabelle I: Haarfarben.

Alter	blond		braun		schwarz		grau	
0,..— 1,0 Jahr	M. 48	W. 30	M. 6	W. 7	M. 0	W. 0	M. 0	W. 0
1,..— 2,0 „	„ 61	„ 46	„ 5	„ 9	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
2,..— 3,0 „	„ 34	„ 32	„ 2	„ 8	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
3,..— 4,0 „	„ 28	„ 15	„ 4	„ 3	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
4,..— 5,0 „	„ 15	„ 11	„ 2	„ 7	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
5,..— 6,0 „	„ 9	„ 9	„ 1	„ 3	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
6,..— 7,0 „	„ 6	„ 11	„ 4	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
7,..— 8,0 „	„ 2	„ 3	„ 1	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
8,..— 9,0 „	„ 2	„ 7	„ 0	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
9,..— 10,0 „	„ 2	„ 0	„ 1	„ 2	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
10,..— 11,0 „	„ 2	„ 5	„ 1	„ 2	„ 0	„ 1	„ 0	„ 0
11,..— 12,0 „	„ 1	„ 3	„ 1	„ 2	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
12,..— 13,0 „	„ 1	„ 1	„ 1	„ 2	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
13,..— 14,0 „	„ 0	„ 2	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
14,..— 15.0 „	„ 1	„ 2	„ 7	„ 2	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
15,..— 16,0 „	„ 6	„ 3	„ 3	„ 3	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0
16,..— 17,0 „	„ 2	„ 2	„ 7	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
17,..— 18,0 „	„ 2	„ 3	„ 11	„ 3	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0
18,..— 19,0 „	„ 4	„ 5	„ 12	„ 6	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
19,..— 20,0 „	„ 5	„ 5	„ 9	„ 5	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0
20,..— 21,0 „	„ 5	„ 4	„ 6	„ 5	„ 1	„ 1	„ 0	„ 0
21,..— 22,0 „	„ 3	„ 2	„ 4	„ 8	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0
22,..— 23,0 „	„ 2	„ 3	„ 6	„ 6	„ 1	„ 0	„ 0	„ 0
23,..— 24,0 „	„ 4	„ 5	„ 10	„ 5	„ 0	„ 0	„ 0	„ 0

24,..—	25	Jahr	M.	4	W.	4	M.	4	W.	3	M.	1	W.	1	M.	0	W.	0
26	— 30	„	„	32	„	23	„	39	„	36	„	5	„	2	„	0	„	0
31	— 35	„	„	26	„	14	„	52	„	39	„	8	„	6	„	1	„	0
36	— 40	„	„	22	„	12	„	29	„	35	„	10	„	8	„	1	„	0
41	— 45	„	„	18	„	8	„	51	„	48	„	13	„	7	„	1	„	2
46	— 50	„	„	24	„	7	„	60	„	38	„	18	„	12	„	11	„	1
51	— 55	„	„	23	„	10	„	48	„	52	„	21	„	5	„	24	„	11
56	— 60	„	„	27	„	10	„	40	„	36	„	16	„	12	„	41	„	15
61	— 65	„	„	15	„	9	„	24	„	28	„	19	„	7	„	32	„	17
66	— 70	„	„	12	„	5	„	26	„	29	„	16	„	9	„	49	„	29
71	— 75	„	„	11	„	3	„	13	„	23	„	3	„	4	„	48	„	41
76	— 80	„	„	3	„	4	„	7	„	8	„	1	„	2	„	50	„	53
81	— 85	„	„	0	„	0	„	0	„	4	„	0	„	1	„	26	„	28
86	— 90	„	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	7	„	11
91	— 95	„	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	2	„	3
96	—100	„	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	0	„	1	„	0

Ohne weiteres lässt sich aus dieser Zusammenstellung entnehmen, dass wir aufwärts beim Manne nur bis zum 45., beim Weibe bis zum 50. Lebensjahre gehen dürfen, da jenseits dieses Zeitpunkts eine stärkere Latenz der Haarfarbe beginnt.

Schwieriger ist zu bestimmen, wann das „Nachdunkeln“ aufhört. Da die Zahl der Fälle innerhalb eines grossen Theils der Rubriken zu klein sind, so ziehe ich die Beobachtungen in folgender Tabelle zusammen.

Tabelle II: Haarfarben in %.

Männer

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 1,0 Jahr	54	88,9 %	11,1 %	—	—
1,..— 2,0 „	66	92,4 „	7,6 „	—	—
2,..— 5,0 „	85	90,6 „	9,4 „	—	—
5,..— 10,0 „	28	75,0 „	25,0 „	—	—
10,..— 15,0 „	16	31,3 „	68,8 „	—	—
15,..— 20,0 „	64	29,7 „	65,6 „	4,7 %	—
20,..— 25 „	51	35,3 „	58,8 „	5,9 „	—
26 — 30 „	76	42,1 „	51,3 „	6,6 „	—
31 — 35 „	87	29,9 „	59,8 „	9,2 „	1,1 %
36 — 40 „	62	35,5 „	46,8 „	16,1 „	1,6 „
41 — 45 „	83	21,7 „	61,4 „	15,7 „	1,2 „
46 — 50 „	113	21,2 „	53,1 „	15,9 „	9,7 „
51 — 55 „	116	19,8 „	41,4 „	18,1 „	20,7 „
56 — 60 „	124	21,8 „	32,3 „	12,9 „	33,1 „
61 — 65 „	90	16,7 „	26,7 „	21,1 „	35,6 „
66 — 70 „	103	11,7 „	25,2 „	15,5 „	47,6 „
71 — 75 „	75	14,7 „	17,3 „	4,0 „	64,0 „
76 — 80 „	61	4,9 „	11,5 „	1,6 „	82,0 „
81 — 85 „	26	—	—	—	100,0 „
86 — 90 „	7	—	—	—	100,0 „
91 — 95 „	2	—	—	—	100,0 „
96 —100 „	1	—	—	—	100,0 „

Weiber

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,. .— 1,0 Jahr	37	81,1 %	18,9 %	—	—
1,. .— 2,0 „	55	83,6 „	16,4 „	—	—
2,. .— 5,0 „	76	76,3 „	23,7 „	—	—
5,. .— 10,0 „	38	78,9 „	21,1 „	—	—
10,. .— 15,0 „	22	59,1 „	36,4 „	4,5 %	—
15, .— 20,0 „	36	50,0 „	50,0 „	—	—
20,. .— 25 „	47	38,3 „	57,4 „	4,3 „	—
26 — 30 „	61	37,7 „	59,0 „	3,3 „	—
31 — 35 „	59	23,7 „	66,1 „	10,2 „	—
36 — 40 „	55	21,8 „	63,6 „	14,5 „	—
41 — 45 „	65	12,3 „	73,8 „	10,8 „	3,1 %
46 — 50 „	58	12,1 „	65,5 „	20,7 „	1,7 „
51 — 55 „	78	12,8 „	66,7 „	6,4 „	14,1 „
56 — 60 „	73	13,7 „	49,3 „	16,4 „	20,5 „
61 — 65 „	61	14,8 „	45,9 „	11,5 „	27,9 „
66 — 70 „	72	6,9 „	40,3 „	12,5 „	40,3 „
71 — 75 „	71	4,2 „	32,4 „	5,6 „	57,7 „
76 — 80 „	67	6,0 „	11,9 „	3,0 „	79,1 „
81 — 85 „	33	—	12,1 „	3,0 „	84,8 „
86 — 90 „	11	—	—	—	100,0 „
91 — 95 „	3	—	—	—	100,0 „
96 —100 „	—	—	—	—	—

Aus dieser Tabelle ersehen wir, dass nur kaum 10 % (M.) resp. 20 % (W.) schon in den ersten Lebensjahren dunkelhaarig ist. Die weitere Dunkelhaarigkeit entwickelt sich durch Nachdunkeln; die Schwarzhaarigkeit sogar nur auf diesem Wege. (Um falschem Citirtwerden zu entgehen, betone ich ganz besonders, dass ich hier wie überall nur von ansässigen Unterelsässern spreche!)

Also Blond wandelt sich in Braun um, Braun in Schwarz. Die Umwandlung des Blond beginnt hauptsächlich nach dem 2. Lebensjahre. Sie ist anscheinend keine ganz gleichmässige. Beim männlichen Geschlecht ist sie der Hauptsache nach mit dem 10. Lebensjahre beendet; vom 10. bis zum 40. ist der Procentsatz der Blonden ziemlich stabil bei etwa 30 %. Um diese Zeit herum findet ein weiteres Sinken von 30 % auf den Satz von etwa 20 % statt; welcher Satz wiederum etwa bis zum 60. Lebensjahre stabil bleibt. Jenseits desselben nimmt er nur noch ab durch Latentwerden der Haarfarbe.

Beim weiblichen Geschlecht sinkt der Procentsatz der Blonden anscheinend gleichmässiger. Von den ca. 80 % der ersten Jahre sinkt er so bis auf ca. 20 %, welcher Satz etwa vom 30. bis zum 40. Lebensjahre stabil bleibt. Um das 40. Jahr herum findet ein weiteres Sinken auf den Satz von etwa 13 % statt, welcher Satz etwa vom 40. bis zum 65. Lebensjahre stabil bleibt, um dann durch Latentwerden der Haarfarbe weiter, bis auf Null, zu sinken.

Das Schwarz entsteht durch Nachdunkeln des Braun etwa vom 10.—15. Lebensjahre an. Bis etwa zum 30. Lebensjahre bleibt der Procentsatz bei etwa 5 % stabil, steigt dann im 30.—35. auf etwa 10 %, im 35.—40. auf etwa 15 %, welcher Satz etwa bis zum 70. Lebensjahre stabil bleibt.

Bis zum 40. Lebensjahre also nimmt Braun von Blond Zuwachs auf und giebt an Schwarz Zuwachs ab. Schwierig ist dagegen zu entscheiden, ob nach dem 40. Lebensjahre noch Braun in Schwarz nachdunkelt. Das Stabilbleiben des Procentsatzes für Schwarz könnte ja dadurch bewirkt werden, dass Schwarz ebensoviel durch Latentwerden verlöre, als es durch Nachdunkeln von Braun gewönne. Diese Frage wird sich ev. später, wenn sie einmal an grösserem Material wiederholt worden, lösen lassen.

Indem ich der Unsicherheit der einzelnen Mittelwerthe Rechnung trage und mich mehr an die allgemeine Bewegung halte, wie sie in dem Gesammtcharakter der Veränderungen zum Ausdruck kommt, darf ich es vielleicht versuchen, folgende abgekürzte Tabelle zu konstruiren.

Tabelle III: Haarfarben in %, abgerundet.

	blond		braun		schwarz		grau	
Alter:	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0— 5:	90	80	10	20	—	—	—	—
5— 10:	75	80	25	20	—	—	—	—
10— 15:	30	60	70	35	—	5	—	—
15— 20:	30	50	65	45	5	5	—	—
20— 25:	30	40	65	55	5	5	—	—
25— 30:	30	35	65	60	5	5	—	—
30— 35:	30	25	60	65	10	10	—	—
35— 40:	30	20	55	65	15	15	—	—
40— 45:	25	15	60	70	15	15	—	—
45— 50:	20	15	55	70	15	15	10	—
50— 55:	20	15	45	65	15	15	20	10
55— 60:	20	15	35	50	15	15	30	20
60— 65:	15	15	30	45	15	10	40	30
65— 70:	15	10	25	40	10	10	50	40
70— 75:	10	5	20	35	5	5	65	55
75— 80:	5	5	10	15	—	5	85	75
80— 85:	—	—	—	10	—	5	100	85
85—100:	—	—	—	—	—	—	100	100

Es ist dies nur ein Versuch, die Bewegung zu veranschaulichen, wie sie in der Umänderung und schliesslich dem Latentwerden der Haarfarbe zu Tage tritt. Indessen vermag diese Tabelle, trotz ihrer Unsicherheit im Einzelnen, uns schon in Bezug auf die Hauptfrage, die wir diesem Kapitel voranstellten, Folgendes erkennen zu lassen:

1. Der Procentsatz für Blond ist mit Ausnahme einer kurzen Uebergangszeit beim männlichen Geschlecht stets höher als beim weiblichen.

2. Das Latentwerden der Haarfarbe durch Ergrauen tritt beim männlichen Geschlecht früher und energischer auf als beim weiblichen; da es nun die dunklen Haarfarben rascher und stärker verschwinden lässt als die blonden, so fällt das Ueberwiegen der ersteren über die letzteren beim männlichen Geschlecht noch geringer aus, als es ohne dieses Moment schon ist.

Der erste Satz findet seine Bestätigung, wenn ich statt willkürlicher Ausgleichung der Unregelmässigkeiten durch Bildung grösserer Rubriken die Zuverlässigkeit der Mittelzahlen vergrössere:

Tabelle IV: Haarfarben in %.

	Fälle		blond		braun		schwarz		grau	
Alter	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 2,0	120	92	90,8	82,6	9,2	17,4	—	—	—	—
2,. .— 10,0	113	114	86,7	77,2	13,3	22,8	—	—	—	—
10,. .— 20,0	80	58	30,0	53,4	66,3	44,8	3,8	1,7	—	—
20,. .— 30	127	108	39,4	38,0	54,3	58,3	6,3	3,7	—	—
31 — 40	149	114	32,2	22,8	54,4	64,9	12,1	12,3	1,3	—
41 — 50	196	123	21,4	12,2	56,6	69,9	15,8	15,4	6,1	2,4
51 — 60	240	151	20,8	13,2	36,7	58,3	15,4	11,3	27,1	17,2
61 — 70	193	133	14,0	10,5	25,9	42,9	18,1	12,0	42,0	34,6
71 — 80	136	138	10,3	5,1	14,7	22,5	2,9	4,3	72,1	68,1
81 — 90	33	44	—	—	—	9,1	—	2,3	100,0	88,6
91 —100	3	3	—	—	—	—	—	—	100,0	100,0

Der Procentsatz für Blond ist auf dieser Tabelle beim männlichen Geschlecht in allen Altersperioden stets höher als beim weiblichen mit einziger Ausnahme des Alters von 10—20 Jahren — und gerade in dieser Rubrik ist die Zahl der zu Grunde gelegten Fälle besonders klein, sind also die Mittelwerthe besonders wenig zuverlässig!

Nebenher muss auf dieser Tabelle auffallen, dass die Schwarzhaarigen beim männlichen Geschlecht fast immer stärker vertreten sind als beim weiblichen. Es tritt dies besonders klar hervor, wenn ich die Haarfarben sämmtlicher Erwachsenen, d. h. derer, die das 25. Lebensjahr überschritten haben, zusammenstelle:

	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
Männer	1026	20,8	37,9	12,7	28,7
Weiber	767	13,7	49,0	9,8	27,5

Unter den Erwachsenen ist also die Häufigkeit der Blondhaarigen beim männlichen Geschlecht etwa $1^1/_2$ Mal so gross als beim weiblichen; andernseits ist aber auch die Häufigkeit der Schwarzhaarigen

beim männlichen Geschlecht etwa 1 1/3 Mal so gross als beim weiblichen. —

Wir haben bisher das procentische Verhältniss der einzelnen Haarfarbe zu der Zahl der Individuen überhaupt berechnet; jetzt müssen wir noch speciell feststellen, wie sich die Zahl der thatsächlich Blondhaarigen zu der der thatsächlich Braunhaarigen resp. Schwarzhaarigen verhält, also ohne Rücksicht auf die latenten Blond-, Braun- und Schwarzhaarigen — mit anderen Worten, unter Ausschluss der stärker Ergrauten.

Ich habe aus Tabelle III geschlossen, dass in Folge des stärkeren und frühzeitigeren Ergrauens der Männer gegenüber den Frauen und der dunklen Haarfarben gegenüber den blonden mehr Braun und Schwarz verschwinden muss als Blond, und zwar beim Manne noch mehr als beim Weibe. Wenn wir also nur die Individuen mit erkennbarer Haarfarbe berücksichtigen, so muss, nachdem der Process des Nachdunkelns beendet ist, in Folge des Ergrauens der Procentsatz für Braun und Schwarz sinken, für Blond steigen, und zwar beim männlichen Geschlecht stärker als beim weiblichen. Wir sehen dies bestätigt in folgender Tabelle: der Procentsatz für Blond sinkt bis etwa zum 40. Lebensjahre in Folge Umwandlung in Braun und steigt von dieser Zeit an wieder in Folge des stärkeren Latentwerdens der braunen und schwarzen Haarfarbe durch das Ergrauen.

Tabelle V: Erkennbare Haarfarben in %.

	Fälle		blond		braun		schwarz	
Alter	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,..— 2,0	120	92	90,8	82,6	9,2	17,4	—	—
2,..— 10,0	113	114	86,7	77,2	13,3	22,8	—	—
10,..— 20,0	80	58	30,0	53,4	66,3	44,8	3,8	1,7
20,..— 30	127	108	39,4	38,0	54,3	58,3	6,3	3,7
31 — 40	147	114	32,7	22,8	55,1	64,9	12,2	12,3
41 — 50	184	120	22,8	12,5	60,3	71,7	16,8	15,8
51 — 60	175	125	28,6	16,0	50,3	70,4	21,1	13,6
61 — 70	112	87	24,1	16,1	44,6	65,5	31,3	18,4
71 —100	38	49	36,8	14,3	52,6	71,4	10,5	14,3

Wir sehen aus allem diesem, dass das Verhältniss zwischen blonden und dunkeln Haarfarben nicht festgestellt werden kann durch Zählung von beliebigen Individuen; es müssen vielmehr die beiden wichtigen Momente dabei berücksichtigt werden, die Umwandlung der Farbe durch Nachdunkelung und ihr Latentwerden durch Ergrauen.

Der typische Unterschied zwischen beiden Geschlechtern tritt vielleicht am klarsten bei folgender Betrachtung hervor: Zur Zeit der

Geburt und noch in der ersten Lebenszeit sind von 100 M. etwa 91 blond, nach Beendigung der Umwandlungsperiode, also etwa im 40. bis 45. Lebensjahr, nur noch etwa 21; es sind also etwa 70 in Dunkelhaarige umgewandelt. Beim weiblichen Geschlecht haben wir zur Zeit der Geburt unter 100 Individuen etwa 83 blonde, nach dem 40. Jahre nur noch etwa 13; es sind also von je 100 ebenfalls 70 umgewandelt. Das ergiebt also:

von je 100 M.	sind	dunkelhaarig	geboren	9,	dunkelhaarig	geworden	70
„ „ 100 W.	„	„	„	17,	„	„	70
„ „ 100 M.	„	blondhaarig	„	91,	blondhaarig	geblieben	21
„ „ 100 W.	„	„	„	83,	„	„	13

Mit anderen Worten: Das männliche Geschlecht hat von Geburt an einen Vorsprung in der Blondhaarigkeit, das weibliche einen solchen in der Dunkelhaarigkeit. Dieser Vorsprung bleibt durch das ganze Leben hindurch konstant; nur wird er nach dem 40. Lebensjahre durch ungleiches Latentwerden der Haarfarbe in ungleicher Stärke verschleiert.

Wir können also die diesem Kapitel als Ueberschrift dienende Frage dahin beantworten:

In der unterelsässischen Bevölkerung sind die Blonden beim männlichen Geschlecht um etwa $^1/_8$—$^1/_9$ der Gesammtsumme stärker vertreten als beim weiblichen.

Anhang. Als echt Rothhaarige waren bezeichnet:

unter 1395 M. 5 = 0,36 %
„ 1084 W. 6 = 0,55 %

II. Augenfarbe.

Bestehen typische Unterschiede betr. der Augenfarbe (Irisfärbung) zwischen beiden Geschlechtern?

Um nicht zu viele und zu schwache Unterabtheilungen zu bekommen, ordne ich meine Notizen nach folgenden Rubriken:

a) hell: blau, blaugrau, grau;

b) gemischt: grün, graugrün, graubraun, bräunlich grau, grau mit braunem Innenring;

c) braun: hellbraun, braun, dunkelbraun, schwarzbraun.

Totale Verschiedenheiten zwischen rechtem und linkem Auge finden sich nicht notirt. Ich persönlich habe viele Jahre lang eine ältere, jetzt verstorbene Dame gekannt, die ein rein graues und ein dunkelbraunes Auge besass. Sehschärfe beiderseits normal; Emmetropie, im höheren Alter geringe Presbyopie. Weder die Eltern noch die — sehr zahlreichen — Geschwister, Kinder und Enkel, von denen eine sehr grosse Anzahl mir persönlich gut bekannt, hatten etwas Aehnliches aufzuweisen. —

Dass die Iris ihre Färbung ändern kann, steht fest; es werden Kinder mit schön blauen Augen geboren, die später gemischtfarben oder gar rein braun werden. Ebenso wäre es denkbar, dass die Iris nachträglich, etwa im Greisenalter, abblassen könnte. Ich muss deshalb meine Notizen, ausser nach dem Geschlecht, auch nach dem Lebensalter sondern:

Tabelle VI: Irisfarbe.

Alter	hell		gemischt		dunkel	
	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 1,0	24	14	4	1	24	8
1,. .— 2,0	31	25	—	2	33	24
2,. .— 3,0	14	15	1	2	15	20
3,. .— 4,0	15	11	1	—	13	8
4,. .— 5,0	7	5	—	—	8	10
5,. .— 10,0	13	11	1	1	13	23
10,. .— 15,0	5	8	2	2	10	10
15,. .— 20,0	20	15	4	4	41	17
20,. .— 25,0	17	23	9	2	23	22
25,. .— 30	36	19	5	8	35	33
31 — 35	35	27	6	2	45	29
36 — 40	27	14	6	6	28	33
41 — 45	38	24	5	8	38	33
46 — 50	57	18	13	2	39	36
51 — 55	54	29	8	7	57	42
56 — 60	63	31	6	10	52	31
61 — 65	44	29	10	8	35	21
66 — 70	45	25	9	12	41	34
71 — 75	35	22	6	6	31	40
76 — 80	35	27	6	7	20	30
81 — 85	8	12	6	3	12	12
86 — 90	2	3	—	1	3	7
91 — 95	1	1	—	—	1	2
96 —100	—	—	1	—	—	—

Ziehen wir diese Angaben gleich in grössere Rubriken zusammen — ich wähle dieselben, da ich auf Tabelle IV für die Haarfarben gewählt hatte — so bekommen wir folgende Procentsätze:

Tabelle VII: Irisfarbe in %.

Alter	Fälle		hell		gemischt		dunkel	
	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 2,0	116	74	47,4	52,7	3,4	4,1	49,1	43,2
2,. .— 10,0	100	106	49,0	39,6	2,0	2,8	49,0	57,5
10,. .— 20,0	80	56	31,3	41,1	5,0	10,7	63,8	48,2
20,. .— 30	125	107	42,4	39,3	11,2	9,3	46,4	51,4
31 — 40	147	111	42,2	36,9	8,2	7,2	49,7	55,9
41 — 50	190	121	50,0	34,7	9,5	8,3	34,7	57,0
51 — 60	240	150	48,8	40,0	5,8	11,3	45,4	48,7
61 — 70	184	129	48,4	41,9	10,3	15,5	41,3	42,6
71 —100	167	173	48,5	37,6	11,4	9,8	37,6	52,6

Auch diese Zusammenstellung lässt keine typischen Verschiebungen erkennen. Dasselbe gilt für die Zusammenstellung der Unterfarben, die ich hier deshalb nicht wiedergebe. Einzig die Rubrik: „blau“ deutet ein typisches Verhalten an:

Tabelle VIII: Häufigkeit der blauen Augen.

Alter	0,. .– 2,0	2,. .—10	10,. .—20,0	20,. .—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—100
M.	12,9	4,0	3,8	2,4	2,7	4,2	2,9	2,2	2,4
W.	9,5	2,8	3,6	3,7	1,8	—	2,0	3,1	1,7

Rein blaue Augen scheinen also in den ersten beiden Lebensjahren besonders häufig zu sein, während später sich ihre Häufigkeit nicht mehr wesentlich ändert:

	0,. .—2,0	2,. .—100 Jahr
M.	116:15 = 12,9 %	1233:37 = 3,0 %
W.	74: 7 = 9,5 „	953:21 = 2,2 „

Hierin haben wir also eine Andeutung von Umfärbung, die aber in der Haupttabelle nicht weiter zum Ausdruck kommt. Auf letzterer können wir daher die Altersstufen vernachlässigen und sämmtliche Fälle zusammenziehen. Wir erhalten alsdann:

Fälle	hell	gemischt	dunkel
M. 1349	46,4 %	7,9 %	45,7 %
W. 1027	39,7 „	9,2 „	51,1 „

Wir haben also beim weiblichen Geschlecht eine etwas stärkere Vertretung der dunkleren Farben. Damit stimmt überein, dass, wie wir eben gesehen, die rein blaue Farbe sowohl in den beiden ersten Lebensjahren (M. 12,9 %, W. 9,5 %) wie späterhin (M. 3,0 %, W. 2,2 %) beim männlichen Geschlecht ausgesprochen häufiger auftritt als beim weiblichen.

Nebenbei bemerkt scheint mir für die Fortführung dieser Untersuchung die Eintheilung der Augen nach den einzelnen Farben mehr Aussicht auf greifbarere Resultate zu versprechen als die nach Farbengruppen. —

Die Hauptfrage dieses Kapitels können wir also dahin beantworten: Die dunkleren Augenfarben kommen beim weiblichen Geschlechte um etwa 6—7 % häufiger vor als beim männlichen.

III. Beziehungen zwischen Haarfarbe und Augenfarbe.

Bestehen typische Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Geschlecht im Zusammentreffen von blonder resp. brünetter Haarfarbe mit heller resp. dunkler Augenfarbe?

Hier können wir natürlich nur die Individuen mit deutlich erkennbarer Haarfarbe berücksichtigen. Nun haben wir gesehen, dass die Häufigkeit der einzelnen Haarfarben sich mit zunehmendem Alter beständig ändert, während die Augenfarbe konstant bleibt. Damit ist gegeben, dass die Kombination bestimmter Haar- und Augenfarben ihre Häufigkeit ebenfalls mit dem Lebensalter wechselt. Wir müssen also das Vorkommen der einzelnen Kombinationen nach den Lebensjahren trennen. Dabei ist im Voraus zu erwarten, dass die Umänderungen der einzelnen Haarfarbe sich innerhalb der zu ihr gehörenden Kombination nicht gleichmässig vollziehen werden. Wir haben z. B. blondes Haar mit hellen Augen und blondes Haar mit dunklen Augen: wenn durch Nachdunkeln das Blond in Braun übergeht, so werden wir wohl von vornherein erwarten, dass dieser Process die Dunkeläugigen in stärkerem Maasse ergreifen wird als die Helläugigen. Ebenso ist nicht ausgeschlossen, dass das Latentwerden der Haarfarbe — welches, wie wir gesehen, das Braun stärker befällt, und dadurch den Procentsatz für Blond nachträglich wieder steigen lässt — zugleich bestimmte Augenfarben bevorzuge.

Ich gebe jetzt zuerst eine Zusammenstellung der Häufigkeit der einzelnen Kombinationen, berechnet nach der Gesammtzahl der Individuen mit erkennbarer Haar- und Augenfarbe.

Tabelle IX: Haar- und Augenfarbe.

A. Haar blond.

Alter	Männl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel	Weibl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel
0,..— 2,0	109	46,8	2,8	41,3	79	48,1	5,1	30,4
2,..— 10,0	95	47,4	2,1	35,8	105	35,2	1,0	41,0
10,..— 20,0	76	19,7	—	10,5	55	25,5	3,6	21,8
20,..— 30	124	24,2	5,6	8,9	108	25,0	4,6	6,5
31 — 40	146	21,1	2,0	8,2	111	17,1	0,9	5,4
41 — 50	179	15,1	2,8	3,4	116	8,6	2,6	0,9
51 — 60	172	20,3	0,6	8,1	126	12,7	1,6	2,4
61 — 70	109	16,5	1,8	3,7	83	15,7	—	1,2
71 —100	37	24,3	2,7	10,8	48	8,3	—	6,3

B. Haare braun.

Alter	Männl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel	Weibl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel
0,. .— 2,0	109	1,8	—	7,3	79	1,3	—	15,2
2,. .— 10,0	95	3,2	—	11,6	105	1,9	1,0	20,0
10,. .— 20,0	76	9,2	5,3	51,3	55	18,2	5,5	25,5
20,. .— 30	124	16,9	4,8	33,9	108	13,0	4,6	40,7
31 — 40	146	18,4	4,8	32,2	111	21,6	5,4	38,7
41 — 50	179	26,8	6,1	27,9	116	25,9	4,3	42,2
51 — 60	172	17,4	3,5	29,7	126	25,4	8,7	35,7
61 — 70	109	16,5	9,2	20,2	83	21,7	10,8	32,5
71 —100	37	29,7	2,7	18,9	48	14,6	12,5	43,8

C. Haare schwarz.

Alter	Männl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel	Weibl. Fälle	Iris: hell	gemischt	dunkel
0,. .— 2,0	109	—	—	—	79	—	—	—
2,. .— 10,0	95	—	—	—	105	—	—	—
10,. .— 20,0	76	1,3	—	2,6	55	—	—	—
20,. .— 30	124	0,8	0,8	4,0	108	0,9	—	4,6
31 — 40	146	3,4	0,7	8,9	111	—	0,9	9,9
41 — 50	179	8,4	0,6	8,9	116	—	1,7	13,8
51 — 60	172	8,1	0,6	11,6	126	4,0	1,6	7,9
61 — 70	109	11,0	2,8	18,3	83	—	4,8	13,3
71 —100	37	5,4	—	5,4	48	2,1	—	12,5

Aus dieser Zusammenstellung geht mit Sicherheit fast nur das hervor, dass das Blond der Dunkeläugigen stärker „nachdunkelt“ (in Braun übergeht) als das der Helläugigen, und zwar beim weiblichen Geschlecht noch wieder stärker als beim männlichen.

Vielleicht übersehen wir den Gang der Umänderungen besser, wenn wir nur Blondhaarige und Dunkelhaarige — unser „Schwarz“ scheint ja im Allgemeinen nur ein besonders dunkles Braun zu sein — unterscheiden:

Tabelle X: Haar- und Augenfarbe.

A. Männl.

Alter	Haare blond. Iris hell	gemischt	dunkel	Haare dunkel. Iris hell	gemischt	dunkel
0,. .— 2,0	46,8	2,8	41,3	1,8	—	7,3
2,. .— 10,0	47,4	2,1	35,8	3,2	—	11,6
10,. .— 20,0	19,7	—	10,5	10,5	5,3	53,9
20,. .— 30	24,2	5,6	8,9	17,7	5,6	37,9
31 — 40	21,1	2,0	8,2	21,8	5,5	41,1
41 — 50	15,1	2,8	3,4	35,2	6,7	36,8
51 — 60	20,3	0,6	8,1	25,5	4,1	41,3
61 — 70	16,5	1,8	3,7	27,5	12,0	38,5
71 —100	24,3	2,7	10,8	35,1	2,7	24,3

B. Weibl.

Alter	Haare blond. Iris hell	gemischt	dunkel	Haare dunkel. Iris hell	gemischt	dunkel
0,. .— 2,0	48,1	5,1	30,4	1,3	—	15,2
2,. .— 10,0	35,2	1,0	41,0	1,9	1,0	20,0
10,. .— 20,0	25,5	3,6	21,8	18,2	5,5	25,5
20,. .— 30	25,0	4,6	6,5	13,9	4,6	45,3
31 — 40	17,1	0,9	5,4	21,6	6,3	48,6
41 — 50	8,6	2,6	0,9	25,9	6,0	46,0
51 — 60	12,7	1,6	2,4	29,4	10,3	43,6
61 — 70	15,7	—	1,2	21,7	15,6	45,8
71 —100	8,3	—	6,3	16,7	12,5	56,3

Auch diese Zusammenstellung lässt die Verschiebungen nicht klarer und übersichtlicher hervortreten; und ebensowenig kommen die Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern auf dieser oder auf der vorhergehenden Tabelle zum klaren Ausdruck.

Um das letztere wenigstens einigermassen formuliren zu können, vergleiche ich die Häufigkeiten in einer Gesammtrubrik: Erwachsene. Als solche wähle ich die Zeit vom 31. Lebensjahre an. Der Verlust, den das Blond jetzt noch erleidet, wird ausgeglichen durch das stärkere Latentwerden von Braun und Schwarz in den folgenden Decennien.

Tabelle XI: Haar- und Augenfarbe Erwachsener vom 31. Lebensjahre an (643 M. und 484 W.).

	Iris hell	gemischt	dunkel
a. Haare blond			
Männer:	18,7 %	1,9 %	6,2 %
Weiber:	12,8 „	1,2 „	2,9 „
b. Haare braun			
Männer:	20,8 „	5,4 „	27,5 „
Weiber:	22,9 „	7,6 „	38,2 „
c. Haare schwarz			
Männer:	7,5 „	0,9 „	11,0 „
Weiber:	1,2 „	1,8 „	11,2 „
(d. Haare dunkel			
Männer:	28,3 „	6,3 „	38,5 „
Weiber:	24,1 „	9,4 „	49,4 „)

Folgende Kombinationen zeigen etwas beträchtlichere Häufigkeitsverschiedenheiten:

1. Haar blond, Iris hell: M. 18,7, W. 12,8 — M. : W. = $1\frac{1}{2} : 1$
2. „ „ „ dunkel: „ 6,2, „ 2,9 — „ : „ = 2 : 1
3. „ braun, „ dunkel: „ 27,5, „ 38,2 — „ : „ = 1 : $1\frac{1}{3}$
4. „ schwarz, „ hell: „ 7,5, „ 1,2 — „ : „ = 6 : 1

Die Verschiedenheiten in den ersten drei Kombinationen waren zu erwarten nach den beiden uns bekannten Erscheinungen, dass das

Blond beim Manne sich weniger häufig in Braun umwandelt als beim Weibe, und dass beim Weibe die dunklen Augenfarben häufiger sind als beim Manne. Auffallend ist dagegen die vierte Differenz. Schon auf Tabelle IX, C. tritt uns die Kombination: Haar schwarz, Iris hell, als eine besondere Gruppe entgegen, die fast ausschliesslich beim Manne vertreten ist. Merkwürdigerweise ist mir schon früher unter den Lebenden diese Kombination als einer geschlossenen Gruppe angehörend aufgefallen, wie ich auch bereits vor 4 Jahren mitgetheilt habe.[1])

Aber die ganzen bisherigen Ergebnisse sind sehr unbefriedigend, und daran scheint mir der Gang der Untersuchung schuld zu sein. Ich bin bei letzterer dem Herkommen gefolgt, wonach man die Individuen nach ihrer Haarfarbe eintheilt und innerhalb dieser Gruppen Unterabtheilungen nach der Irisfarbe gewinnt. Nun haben wir aber in den ersten beiden Kapiteln gesehen, wie die Irisfarbe während des ganzen Lebens konstant bleibt, während die Haarfarbe sich beständig ändert. Es erscheint mir daher durchaus geboten, einmal den umgekehrten Weg zu gehen.

Wer im ersten Lebensjahre helle Iris hat, behält sie — von seltenen Ausnahmen abgesehen, in denen aber die Umwandlung auch schon vor Schluss des ersten Lebensjahres abgeschlossen ist — während seines ganzen Lebens, und dasselbe gilt für die andern Irisfarben. Wir haben also drei abgeschlossene Gruppen, die zeitlebens von einander getrennt bleiben; ein Uebergehen von einer Gruppe zur anderen ist ausgeschlossen. Diese drei Gruppen stehen einander fast so selbstständig gegenüber wie die beiden Geschlechter; daher muss auch jede für sich untersucht werden. Mit anderen Worten, wir müssen die Untersuchungen des Kapitel I, die wir an der Gesammtheit angestellt hatten, jetzt an diesen drei Abtheilungen einzeln wiederholen.

Tabelle XII: Irisfarbe und Haarfarbe.

A. Individuen mit heller Iris.

		Männl.			
Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,. .— 2,0	53	96,2	3,8	—	—
2,. .— 10,0	48	93,8	6,3	—	—
10,. .— 20,0	23	65,2	30,4	4,3	—
20,. .— 30	52	57,7	40,4	1,9	—

[1]) „So scheinen mir z. B. die Individuen mit rein schwarzem (nicht tiefdunkelbraunem) Kopfhaar, das früh ergraut, und grauer Iris (meistens hohe schlanke Gestalten, ohne Neigung zu Embonpoint, die Hautfarbe ohne bräunlichen Ton, vielmehr mit einer leichten Beimischung von Grau, schmale lange Hände und Füsse) eine besondere Gruppe zu bilden, die besondere Beachtung verdient.“ Morphol. Arbeiten Bd. II, S. 201. 1892.

31 — 40	63	49,2	42,9	7,9	—
41 — 50	95	28,4	50,5	15,8	5,3
51 — 60	116	30,2	25,9	12,1	31,9
61 — 70	90	20,0	20,0	13,3	46,7
71 —100	79	11,4	13,9	2,5	72,2

Weibl.

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 2,0	39	97,4	2,6	—	—
2,..— 10,0	39	94,9	5,1	—	—
10,..— 20.0	24	58,3	41,7	—	—
20,..— 30	42	64,3	33,3	2,4	—
31 — 40	43	44,2	55,8	—	—
41 — 50	41	24,4	73,2	—	2,4
51 — 60	61	26,2	52,5	8,2	13,1
61 — 70	56	23,2	32,1	—	44,6
71 —100	65	6,2	10,8	1,5	81,5

B. Individuen mit mischfarbiger Iris.

Männl.

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 2,0	3	100,0	—	—	—
2,..— 10,0	2	100,0	—	—	—
10,..— 20,0	4	—	100,0	—	—
20,..— 30	14	50,0	42,9	7,1	—
31 — 40	12	25,0	58,3	8,3	8,3
41 — 50	18	27,8	61,1	5,6	5,6
51 — 60	14	7,1	42,9	7,1	42,9
61 — 70	20	10,0	50,0	15,0	25,0
71 —100	17	5,9	5,9	—	88,2

Weibl.

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 2,0	4	100,0	—	—	—
2,..— 10,0	2	50,0	50,0	—	—
10,..— 20,0	5	40,0	60,0	—	—
20,..— 30	10	50,0	50,0	—	—
31 — 40	8	12,5	75,0	12,5	—
41 — 50	10	30,0	50,0	20,0	—
51 — 60	17	11,8	64,7	11,8	11,8
61 — 70	20	—	45,0	20,0	35,0
71 —140	17	—	35,3	—	64,7

C. Individuen mit dunkler Iris.

Männl.

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 2,0	53	84,9	15,1	—	—
2,..— 10,0	45	75,6	24,4	—	—
10,..— 20,0	49	16.3	79,6	4,1	—

20,..— 30	58	19,0	72,4	8,6	—
31 — 40	73	16,4	64,4	17,8	1,4
41 — 50	77	7,8	64,9	20,8	6,5
51 — 60	106	13,2	48,1	18,9	19,8
61 — 70	75	5,3	29,3	26,7	38,7
71 —100	68	5,9	10,3	2,9	80,9

Weibl.

Alter	Fälle	blond	braun	schwarz	grau
0,..— 2,0	36	66,7	33,3	—	—
2,..— 10,0	64	67,2	32,8	—	—
10,..— 20,0	26	46,2	53,8	—	—
20,..— 30	56	12,5	78,6	8,9	—
31 — 40	61	9,8	70,5	18,0	1,6
41 — 50	67	1,5	73,1	23,9	1,5
51 — 60	72	4,2	62,5	13,9	19,4
61 — 70	54	1,8	50,0	20,4	27,8
71 —100	92	3,3	22,8	6,5	67,3

Trotzdem die Zahl der zu Grunde liegenden Fälle durch die Dreitheilung verkleinert ist, sind die Mittelwerthe bedeutend regelmässiger geworden. Wenn wir von Abtheilung B (Iris mit gemischten Farben) absehen, wo z. Th. die Zahl der Fälle absolut zu klein geworden ist, erkennen wir bei Vergleichung mit Tabelle IV, wie in den einzelnen Gruppen die Verschiebung der Farben eine viel regelmässigere ist als vorher am ungetheilten Material. Wir sehen den Uebergang von Blond in Braun, von Braun in Schwarz viel gleichmässiger verlaufen, und ebenso das Latentwerden durch Ergrauen. Selbst in Abtheilung B tritt trotz der verschwindend kleinen Anzahl der Fälle dennoch der ganze Gang der Umwandlung klar hervor.

Die Unterschiede, die zwischen beiden Geschlechtern in der Umfärbung bestehen, sind in bemerkenswerther Weise modificirt. Erstens ist die stärkere Vertretung des Blond beim männlichen Geschlechte jetzt in allen Altersstufen eine gleichmässigere und zwar bei den Helläugigen bedeutend geringer als bei den Dunkeläugigen; zweitens ist die Ausnahme: stärkere Vertretung des Blond beim Weibe im 10.—20. Lebensjahre, jetzt auf die Dunkeläugigen beschränkt. Das häufigere Vorkommen des Schwarz beim männlichen Geschlecht löst sich dahin auf, dass bei Mischfarbigen und Dunkeläugigen fast gar kein Unterschied besteht, während bei den Helläugigen die Rubrik: Schwarz im weiblichen Geschlecht fast garnicht vertreten ist. Drittens verläuft die Nachdunklung bei den Helläugigen gleichmässiger und langsamer und schliesst etwa mit dem 40. Lebensjahre ab, während sie bei den Dunkeläugigen sehr rasch verläuft und beim männlichen Geschlecht sich hier, fast überstürzt, in der Zeit vom 10. bis zum 20. Lebensjahre, beim weiblichen, etwas langsamer, in der Zeit etwa vom 10. bis zum 30. Lebensjahre vollzieht. Schliesslich tritt das Ergrauen jedes Mal

bei den Männern frühzeitiger und stärker auf als bei den Weibern, aber ebenso beim helläugigen Typus frühzeitiger und stärker als beim dunkeläugigen.

Wir müssen jetzt noch die Einwirkungen des Ergrauens auf die Häufigkeit der einzelnen Haarfarben untersuchen. Wir haben im Kapitel I gesehen, wie das ungleiche Latentwerden der Haarfarben den Procentsatz für Blond wieder steigen liess, wenn wir nur die Fälle mit deutlich erkennbarer Haarfarbe berücksichtigten; eben da nach Schluss der Nachdunklungsperiode die dunklen Haarfarben mehr verlieren als die blonden. Ich gebe auch hier eine Zusammenstellung nur der Fälle mit erkennbarer Haarfarbe — schon weil hiernach das Verhältniss zwischen blondem und dunklem Haartypus innerhalb einer Bevölkerung allein berechnet zu werden pflegt.

Tabelle XIII: Häufigkeitsverhältniss der Haarfarben.

A. Helläugiger Typus.

	Fälle		blond		braun		schwarz	
Alter	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 2,0	53	39	96,2	97,4	3,8	2,6	—	—
2,. .— 10,0	48	39	93,8	94,9	6,3	5,1	—	—
10,. .— 20,0	23	24	65,2	58,3	30,4	41,7	4,3	—
20,. .— 30	52	42	57,7	64,3	40,4	33,3	1,9	2,4
31 — 40	63	43	49,2	44,2	42,9	55,8	7,9	—
41 — 50	90	40	30,0	25,0	53,3	75,0	16,7	—
51 — 60	79	53	44,3	30,2	38,0	60,4	17,7	9,4
61 — 70	48	31	37,5	41,9	37,5	58,1	25,0	—
71 —100	22	12	40,9	33,3	50,0	58,3	9,1	8,3

B. Gemischtäugiger Typus.

	Fälle		blond		braun		schwarz	
Alter	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 2,0	2	4	100,0	100,0	—	—	—	—
2,. .— 10,0	3	2	100,0	50,0	—	50,0	—	—
10,. .— 20,0	4	5	—	40,0	100,0	60,0	—	—
20,. .— 30	14	10	50,0	50,0	42,9	50,0	7,1	—
31 — 40	11	8	27,3	12,5	63,6	75,0	9,1	12,5
41 — 50	17	10	29,4	30,0	64,7	50,0	5,9	20,0
51 — 60	8	15	12,5	13,3	75,0	73,3	12,5	13,3
61 — 70	15	13	13,3	—	66,7	69,2	20,0	30,8
71 —100	2	6	50,0	—	50,0	100,0	—	—

C. Dunkeläugiger Typus.

	Fälle		blond		braun		schwarz	
Alter	M.	W.	M.	W.	M.	W.	M.	W.
0,. .— 2,0	53	36	84,9	66,7	15,1	33,3	—	—
2,. .— 10,0	45	64	75,6	67,2	24,4	32,8	—	—
10,. .— 20,0	49	26	16,3	46,2	79,6	53,8	4,1	—

20,.. — 30	58	56	19,0	12,5	72,4	78,6	8,6	8,9
31 — 40	72	60	16,7	10,0	65,3	71,7	18,1	18,3
41 — 50	72	66	8,3	1,5	69,4	74,2	22,2	24,2
51 — 60	85	58	16,5	5,2	60,0	77,5	23,5	17,2
61 — 70	46	39	8,7	2,6	47,8	69,2	43,5	28,2
71 —100	13	30	30,8	10,0	53,8	70,0	15,4	20,2

Wir sehen aus dieser Tabelle, dass wir eine ganz verschiedene Häufigkeit der einzelnen Kombinationen von Haar- und Augenfarbe bekommen, je nachdem wir Schulkinder, Rekruten, „Erwachsene“ oder dergl. untersuchen, und dass solche partiellen Untersuchungen durchaus nicht hinreichen, uns ein Bild von der Bevölkerung zu geben. Die stabilsten Verhältnisse finden wir etwa zwischen dem 40. und 50. Lebensjahre. In den Jahren vor dieser Lebensperiode erleiden die Haarfarben Verschiebungen durch die Nachdunklung, in denen nach ihr durch das Latentwerden; und zwar ist der Grad dieser Verschiebungen verschieden sowohl in beiden Geschlechtern als auch in den drei Augentypen.

Die Verschiebungen, die das Nachdunkeln hervorruft, haben wir im Anschluss an Tabelle XI besprochen. Das ungleichmässige Latentwerden bewirkt erstens eine steigende Häufigkeit des Blond, besonders stark im dunkeläugigen Typus; zweitens auch noch ein anfängliches Steigen des Schwarz, dem aber im höheren Alter (nach dem 70. Jahre) ein starker Abfall folgt.

Wenn wir hier wiederum für die Rubrik „Erwachsene“ die Jahrgänge vom 30. aufwärts wählen, so bekommen wir folgende Uebersicht über die Verschiedenheiten, die zwischen beiden Geschlechtern sich in der Vertheilung der Haarfarben innerhalb der drei Augentypen kundgeben:

Tabelle XIV: Geschlechtsverschiedenheiten.

Erwachsene (vom 31. Lebensjahre an).

	Haar blond	braun	schwarz
a) helläugiger Typus			
Männer (302 Fälle)	39,7 %	44,4 %	15,9 %
Weiber (179 „)	34,6 „	62,0 „	3,4 „
b) mischäugiger Typus			
Männer (53 Fälle)	22,6 „	66,0 „	11,3 „
Weiber (52 „)	11,5 „	71,2 „	17,3 „
c) dunkeläugiger Typus			
Männer (288 Fälle)	13,9 „	61,5 „	24,7 „
Weiber (253 „)	5,5 „	73,1 „	21,3 „

Beträchtlichere Verschiedenheiten zeigen sich an folgenden Punkten (den mischäugigen Typus lasse ich wegen der allzugrossen Unsicherheit der Werthe ganz ausser Betracht):

1. Bei den helläugigen Männern ist braunes Haar etwas weniger

häufig (etwa 3 : 4), schwarzes Haar viel häufiger (etwa 4 : 1) als bei helläugigen Weibern.

2. Bei den dunkeläugigen Männern ist blondes Haar viel häufiger (etwa 2 : 1), braunes Haar etwas weniger häufig (etwa 5 : 6) als bei dunkeläugigen Weibern.

3. Uebereinstimmend ist bei allen drei Typen blondes Haar häufiger bei den Männern, braunes häufiger bei den Weibern.

Wir kommen also zu etwas anderer Festsetzung der Geschlechtsverschiedenheiten, wenn wir die Vertheilung der Haarfarben innerhalb der drei Augentypen vergleichen, oder wenn wir nach herkömmlichem Gebrauche aus Haarfarbe und Augenfarbe als gleichwerthigen Komponenten Kombinationsrubriken für die Eintheilung der Gesammtheit der Fälle bilden. Ich betone nochmals, dass ich das Letztere nicht für richtig halten kann, und noch weniger, dass man, wie bisher, von der Haarfarbe ausgeht; eintheilen kann man nur in feststehende Rubriken, nicht in solche, deren Grenzen während des ganzen Lebens in einer beständigen Verschiebung begriffen sind. —

Unsere Hauptfrage aber können wir dahin beantworten:

Es bestehen typische Unterschiede derart, dass helle Augen und helles Haar häufiger beim männlichen, dunkle Augen und dunkles Haar häufiger beim weiblichen Geschlecht vereinigt ist. Von den Mischformen ist als besondere Gruppe abzuzweigen die Kombination von schwarzem Haar und hellen (rein grauen, selten blauen) Augen, die fast ausschliesslich auf das männliche Geschlecht fällt. In den übrigen Mischformen überwiegen die Männer, wenn das Haar hell (mischfarbige Augen, blondes Haar; dunkle Augen, blondes Haar), die Weiber, wenn das Haar dunkel (helle Augen, braunes Haar; mischfarbige Augen, dunkles Haar) ist; also bei den Männern finden sich häufiger dunklere Augen und helleres Haar, bei den Weibern häufiger hellere Augen und dunkleres Haar.

Bei den Rothhaarigen fand ich folgende Kombinationen:

M.	6	Jahre	Iris	grau	W.	4	Jahre	Iris	dunkelgrau
„	17	„	„	dunkelbraun	„	9	„	„	dunkelgrau
„	30	„	„	(nicht notirt)	„	17	„	„	grau
„	71	„	„	grau	„	19	„	„	grün
„	77	„	„	grau	„	21	„	„	grau
					„	53	„	„	braun.

Von 10 Fällen gehören also 7 dem helläugigen Typus an, 1 dem gemischten, und 2 dem dunkeläugigen.

Anhang zu Kapitel I—III.

Erklärungsmöglichkeiten.

Die nach Haar- und Augenfarbe ungleiche Zusammensetzung des männlichen und des weiblichen Theils der Bevölkerung könnte etwa nach folgenden beiden Weisen zu erklären versucht werden:

1. Die dunklere Färbung von Haar und Iris ist eine immanente Eigenthümlichkeit des weiblichen Geschlechts.

2. Sie ist das Produkt der Mischung ethnologisch verschiedener Elemente.

Der erste Weg würde an greifbaren Ursachen a) die specielle Lebensweise (Beschäftigung etc.), b) die specifischen Geschlechtsfunktionen als Quellen vermehrter Pigmentbildung beim weiblichen Geschlecht nahelegen. In Lebensweise, Beschäftigung etc. des weiblichen Geschlechts liegt aber bei keinem Volk etwas, was vermehrte Pigmentbildung veranlassen könnte; vielmehr wirken entsprechende Momente (Insolation etc.) stärker auf das männliche ein. Die specifischen Geschlechtsfunktionen des Weibes dagegen bewirken allerdings periodisch eine Vermehrung der Pigmentbildung im Allgemeinen (z. B. in der Haut bei Gravidität). Ob die Farbe von Haar und Iris dadurch beeinflusst wird, müsste sich bei Thieren entscheiden lassen: wir müssten bei ihnen auch eine durchgehende dunklere Färbung von Haar und Iris bei den Weibchen finden.

Der zweite Weg der Erklärung wäre der, anzunehmen, dass zur Entstehung des Volkes oder dergl. die Mischung eines hauptsächlich blonden männlichen und eines hauptsächlich brünetten weiblichen Elements zusammengewirkt hätten; und dass dieser Entstehungsmodus bei den Nachkommen noch in der Weise sich geltend mache, dass beim männlichen Geschlecht mehr die Charaktere der männlichen Vorfahren, bei den weiblichen mehr die der weiblichen wieder zum Vorschein kämen. Es wäre dieses also die Geschichte von den bekannten „blonden Eroberern", die ein Land mit dunkelfarbiger Urbevölkerung unterjochen, die Männer todtschlagen und die Frauen und Töchter heirathen. Wenn nun vielleicht auch die Eroberer es nicht ganz so schlimm machen, es wird nach der Eroberung gewiss eine Zeit lang eine stärkere Vertretung des hellen Typus und ein Zurückdrängen des dunklen Typus in der männlichen Bevölkerung bestehen, zum mindesten bei dem Theil, der zur Fortpflanzung schreitet; und die Nachkommen dieser blonden Väter wieder werden gewisse Chancen vor denen der dunkelhaarigen Väter voraus haben. Aber gesetzt auch, dass die Bedingungen soweit verwirklicht wären — ist es sicher, dass die Töchter mehr dem mütterlichen, die Söhne mehr dem väterlichen Typus nacharten?

Ich kenne nur eine Untersuchung, die diese Frage zu lösen sucht. Allerdings hat der Verfasser dazu nicht den richtigen Weg einge-

schlagen, aber wir können sein Material verwerthen. Es bestätigt sich hier wieder einmal die Erfahrung, dass so häufig die Mittheilung der bei einer Untersuchung gemachten Beobachtungen weit wichtiger und werthvoller ist als die vom Bearbeiter daraus gezogenen Schlüsse. Hätte der Verfasser im vorliegenden Falle nur die Einzelheiten ausführlicher mitgetheilt, so wäre der Aufsatz viel werthvoller, unbeschadet der theils gänzlich verfehlten, theils ungenügend begründeten Schlussfolgerungen.

Diese trotz alledem sehr verdienstvolle Arbeit, ein 1862 im Reichert-Dubois'schen Archive für Anatomie erschienener kurzer Aufsatz: „Ueber Vererbung der Färbung" (S. 777—780) hat zum Verfasser den Dr. med. Bergholz, der, wahrscheinlich als praktischer Arzt, in Puerto-Cabello in Venezuela lebte.

B. stellt zusammen die Haar- und Augenfarben der Kinder von solchen Ehepaaren, von denen der eine Theil blondhaarig und hell-(blau-)äugig, der andere dunkelhaarig und dunkeläugig war, und zwar stets im ausgesprochensten Maasse. Er giebt die Nationalität der Eltern nicht an; da aber Puerto-Cabello eine Hafenstadt mit grossem Handel und Seeverkehr ist, mit reichen englischen und deutschen Handlungshäusern, so haben wir in den helläugigen Blonden wohl Anhörige eingewanderter Angelsachsen und Hansastädter, in den dunkeläugigen Brünetten wohl Kreolen zu vermuthen.

Die Angaben lauten nun: 14 Ehepaare mit brünettem Vater und blonder Mutter hatten 28 Söhne und 20 Töchter. Von den 28 Söhnen waren 15 blond, 13 brünett; 12 helläugig, 16 dunkeläugig. Von den 20 Töchtern waren 12 blond, 8 brünett; 7 helläugig, 13 dunkeläugig. — Ferner hatten 9 Ehepaare mit blondem Vater und brünetter Mutter 20 Söhne, davon 12 blond, 8 [1]) brünett, resp. 9 helläugig, 11 dunkeläugig; und 17 Töchter, davon 8 blond, 9 [2]) brünett, resp. 7 helläugig, 10 dunkeläugig.

B. giebt nicht an, wie bei den Kindern Haar- und Augenfarbe kombinirt waren; ebenso nichts über das Alter der „Kinder", doch geht aus einer weiteren Angabe hervor, dass es sich (ganz oder grösstentheils) um Nichterwachsene handelt.

Stellen wir uns nun diese 23 Familien als „Bevölkerung" vor, z. B. als die einer entlegenen Insel. Wir haben alsdann in dieser Bevölkerung:

	helle Augen	dunkle Augen	helles Haar	dunkles Haar
Erwachsene (46)	50 %	50 %	50 %	50 %
Kinder (85)	41,2 „	59,8 „	55,3 „	44,7 „

[1]) u. [2]) Im Text stehen hier die Zahlen 6 resp. 11 — ein unauflöslicher Rechenfehler. Die grössere Wahrscheinlichkeit spricht für die hier versuchte Verbesserung. Uebrigens kommt hier, wie wir sehen werden, wenig darauf an.

Bei den Kindern hat die Dunkeläugigkeit zugenommen, ebenso die Hellhaarigkeit. Bezüglich letzterer rechnet aber B. selbst damit, dass bei einem Theil der hellhaarigen Kinder sie noch durch Nachdunkeln in Dunkelhaarigkeit übergehen werde. Wir werden alsdann in der zweiten Generation eine stärke Dunkeläugigkeit haben als in der ersten, und eine mindestens ebenso starke, wahrscheinlich aber ebenfalls stärkere Dunkelhaarigkeit.

Trennen wir aber die „Bevölkerung", wie unumgänglich nothwendig, nach dem Geschlecht:

	helle Augen	dunkle Augen	helles Haar	dunkles Haar
Erwachsene	M. 39,1 W. 60,9	M. 60,9 W. 39,1	M. 39,1 W. 60,9	M. 60,9 W. 39,1
Kinder	„ 43,8 „ 37.2	„ 56,3 „ 62,8	„ 56,3 „ 54,1	„ 43,8 „ 45,6

Beim männlichen Geschlecht ist die zweite Generation hell-äugiger und hellhaariger, beim weiblichen dagegen dunkel-äugiger und dunkelhaariger geworden. Wenn die zweite Generation erwachsen ist, wird die Dunkelhaarigkeit noch weiter zugenommen haben.

Das wichtigste ist hier die Augenfarbe als die stabile Färbung. Hier hat die dunkle Farbe beim männlichen Geschlecht dauernd abgenommen und beim weiblichen Geschlecht dauernd zugenommen. Dass es sich nicht um einen Ausgleich zwischen väterlicher und mütterlicher Färbung handelt, erkennen wir beim weiblichen Geschlecht, wo die Mittelzahl weit überstiegen wird.

Die ganze Untersuchung basirt auf etwas zu geringem Material, weitere Untersuchungen würden wohl manches modificiren; aber es ist nicht zu erwarten, dass sie die Verhältnisse total umkehren werden.

Wir sehen also an diesem Beispiel, wie bei einer Mischung von hellen und dunklen Bevölkerungselementen die Pigmentirung von Haar und Auge beim männlichen Geschlecht abnimmt, beim weiblichen zunimmt. Eine stärkere Vererbung vom Vater auf den Sohn, von der Mutter auf die Tochter zeigt sich nicht, im Gegentheil! Nach den Haar- und Augenfarben der Kinder würde man ja schliessen müssen, dass bei den Vätern mehr helle Augen und mehr helles Haar vertreten gewesen sei als bei den Müttern — während es gerade umgekehrt der Fall gewesen ist!

Sofern dieses Beispiel zuverlässig ist, ergiebt demnach die Kreuzung einer hellen und einer dunkeln Race eine Mischung, in der das weibliche Geschlecht das männliche an Pigmentirung übertrifft, selbst wenn bei den Stammeltern das männliche Geschlecht das stärker pigmentirte war.

Die Pigmentverarmung des männlichen, die Pigmentanreicherung des weiblichen Geschlechts scheint also eine specifische Ge-

schlechtseigenschaft zu sein; und damit ist die erstere der Eingangs aufgestellten Erklärungsmöglichkeiten bejaht.

Sehr wünschenwerth wäre allerdings eine bessere Begründung durch ausgedehntere Untersuchungen, am einwandfreiesten anzustellen an den Kreuzungsergebnissen zweier getrennten Racen, z. B. Europäer und Neger, Europäer und Mongolen; oder mindestens Nordgermanen und Südeuropäer u. dgl.

IV. Körperlänge.

Die Körperlänge ist an der Leiche in der Weise gemessen, wie es Herr Dr. Mehnert ausführlich beschrieben hat.[1]) Die so gewonnene „Leichenlänge" übertrifft bei Erwachsenen die am Lebenden im Stehen gemessene „Körpergrösse", wie für die aus Gefängnissen eingelieferten Leichen aus den beigegebenen Personalpapieren zu entnehmen war, um 0—3 cm, in weitaus der grössten Mehrzahl der Fälle um genau 2 cm. Wenn also die von mir hier gegebenen Werthe mit anderweit gefundenen verglichen werden sollen, so muss diese Differenz berücksichtigt werden; hier ist sie bedeutungslos, da es sich nicht um die absoluten Zahlen, sondern um die Beziehungen zwischen den Zahlen handelt. (Uebrigens würden wohl beim Lebenden die bekannten recht bedeutenden Tagesschwankungen, die doch das Gesammtresultat beeinträchtigen müssen, fortfallen und damit die Messungen selbst genauer werden, wenn man auch die Lebenden stets im Liegen messen würde; die „Leichenlänge" ist ein genaueres Körpermaass als die „Körperhöhe".)

Ich gebe jetzt die Maasse nach Alter und Geschlecht getrennt:

Tabelle XV: Körperlänge.

Alter	Männl. Fälle	Männl. Mittel	Weibl. Fälle	Weibl. Mittel	M. : W.
0..— 1,0	48	0,615	29	0,604	100 : 98,21
1,..— 2,0	62	0,770	55	0,758	„ : 98,44
2,..— 3,0	36	0,851	38	0,845	„ : 99,29
3,..— 4,0	30	0,953	17	0,905	„ : 94,96
4,..— 5,0	16	1,018	18	0,971	„ : 95,38
5,..— 6,0	11	1,084	12	1,041	„ : 96,03
6,..— 7,0	10	1,130	12	1,069	„ : 94,60
7,..— 8,0	3	1,197	4	1,178	„ : 98,41
8,..— 9,0	3	1,157	9	1,178	„ : 101,82
9,..— 10,0	3	1,297	2	1,280	„ : 98,69
10,..— 15,0	16	1,486	21	1,360	„ : 91,52
15,..— 20,0	59	1,632	37	1,567	„ : 96,02

[1]) Ernst Mehnert, Bericht über die Leichenmessungen am Strassburger anatomischen Institut. Morphol. Arbeiten Bd. IV, S. 1—30. 1894.

20,..— 25,0	46	1,667	47	1,567	100 : 93,99
25,..— 30	73	1,667	64	1,560	„ : 93,59
31 — 40	144	1,675	105	1,563	„ : 93,31
41 — 50	194	1,662	114	1,554	„ : 93,50
51 — 60	229	1,653	142	1,556	„ : 94,13
61 — 70	185	1,655	129	1,547	„ : 93,47
71 — 80	135	1,636	131	1,525	„ : 93,22
81 —100	34	1,619	42	1,501	„ : 92,71

Nach dieser Zusammenstellung erreicht die Körperlänge ihr Maximum beim weiblichen Geschlecht bereits ums 20. Lebensjahr herum, beim männlichen erst zwischen dem 30. und dem 40.

Von diesem Zeitpunkt an nimmt die Körperlänge wieder gleichmässig ab. Diese Abnahme ist so selbstverständlich eine Alterserscheinung, dass man nicht um eine anderweitige Erklärung besorgt zu sein braucht. Wir wissen aus eigener Erfahrung, aus der langjährigen Beobachtung uns nahestehender Personen, dass mit dem Alter der Körper gewissermaassen zusammensinkt; die anatomisch-physiologische Erklärung ist leicht gegeben, es ist die zum Dauerzustand gewordene Tagesabnahme der Körperhöhe: Kompression, Schwund, Elasticitätsverlust der Zwischenwirbelscheiben etc.

Die einzige sonst noch mögliche Ursache dieser Abnahme der durchschnittlichen Körpergrösse würde die sein, dass mehr kleine Leute ein höheres Alter erreichen als grosse Leute. Es müssten also Individuen mit kleinerer Statur bessere Aussichten auf eine lange Lebensdauer haben als solche mit grösserer Statur. Das schien mir aber nicht anzunehmen zu sein; zur Vorsicht aber stellte ich folgende Tabelle zusammen:

Tabelle XVI: Erreichtes Alter besonders kleiner und besonders grosser Individuen.

Es starben im Alter von	kleine Männer (141—150 cm)	grosse Männer (176—190 cm)	kleine Weiber (131—145 cm)	grosse Weiber (166—175 cm)
20,..— 25,0	2	5	2	1
25,..— 30	4	7	4	4
31 — 40	5	22	4	10
41 — 50	13	17	6	2
51 — 60	15	14	9	5
61 — 70	11	5	1	4
71 — 80	14	7	14	3
81 —100	5	—	11	—
20,..— 50	22	51	16	17
51 —100	45	26	35	12

Das Resultat war für mich äusserst überraschend: von kleinen Individuen sterben also mehr nach als vor dem 50. Lebensjahr, von grossen mehr vor als nach diesem Termin. Das wäre ja die gefürchtete „Auslese durch den Tod"! Die aus unseren Messungen hervorgehende Abnahme der mittleren Körperlänge wird also nicht ausschliesslich dadurch bewirkt, dass jedes einzelne Individuum mit dem Alter an Körperlänge abnimmt, sondern auch dadurch, dass unter den Leichen der in höherem Alter Verstorbenen sich mehr Leute mit kleiner Statur und weniger Leute mit grosser Statur befinden, als unter den in jüngeren Jahren Verstorbenen. Dann repräsentiren auch die älteren Leute nicht mehr die Gesammtbevölkerung; mit jedem Jahr werden durch den Tod von dem einen Bestandtheil mehr ausgeschieden als von dem anderen, und so wird allmälig die Zusammensetzung eine ganz andere. Die Statur aber ist ein wichtiger Racencharakter; wir haben also zu befüchten, dass, wenn sich diese Andeutung bewahrheitet, die Gruppirung der ethnologischen Elemente durch diese Auslese beeinträchtigt wird, derart, dass der ethnologische Charakter der einzelnen Altersklassen ein ganz verschiedener wird. Es wird also erforderlich, diese Frage genauer zu untersuchen. Dazu theile ich mein Material (Erwachsene, von 20,0 Jahren an) in folgende Grössenklassen ein: A. Männer. a) kleine: 1,41—1,60 m, b) mittlere: 1,61—1,70 m, c) grosse: 1,71—1,90 m. B. Weiber. a) kleine: 1,31—1,50 m, b) mittlere: 1,51—1,60 m, c) grosse: 1,61—1,75 m. Ich werde jetzt zusammenstellen, welcher Procentsatz der kleinen, der mittleren und der grossen Männer bez. Weiber innerhalb der einzelnen Altersklassen stirbt, resp. welcher Procentsatz die verschiedenen Altersstufen erreicht.

Tabelle XVII: Verhältniss zwischen Statur und erreichtem Lebensalter.

	Es starben im Alter von						
	20,..—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—100	
Von kleinen Männern	8,0	9,2	15,1	22,7	19,3	25,6	%
„ mittleren „	12,0	13,7	18,3	24,3	16,7	15,0	„
„ grossen „	13,4	18,4	22,6	17,2	18,8	9,6	„
„ kleinen Weibern	8,6	10,6	11,7	16,5	17,6	35,1	„
„ mittleren „	14,7	14,1	15,6	17,5	17,0	21,1	„
„ grossen „	20,5	15,8	15,8	23,3	14,4	10,3	„
„ Männern überhaupt	11,4	13,8	18,6	22,3	17,8	16,2	„
„ Weibern „	14,3	13,5	14,7	18,3	16,6	22,5	„

Die Unterschiede treten noch deutlicher hervor bei folgender Zusammenstellung:

Tabelle XVIII: Verhältniss zwischen Statur und Lebensdauer.

		Es erreichten das				
		30ste	40ste	50ste	60ste	70ste Jahr
Von kleinen Männern	(238)	92,0	82,8	67,7	45,0	25,6 %
„ mittleren „	(568)	88,0	74,3	56,0	31,7	15,0 „
„ grossen „	(239)	86,6	68,2	45,6	28,4	9,6 „
„ kleinen Weibern	(188)	91,4	80,8	69,1	52,7	35,1 „
„ mittleren „	(441)	85,3	71,2	55,6	38,1	21,1 „
„ grossen „	(146)	79,5	63,7	47,9	24,7	10,3 „
„ Männern überhaupt	(1045)	88,6	74,8	56,2	34,0	16,2 „
„ Weibern „	(775)	85,7	72,2	57,5	39,1	22,5 „

Damit scheint also die Auslese bewiesen zu sein: in grösster Regelmässigkeit vollzieht sich bei beiden Geschlechtern die Zunahme der Eliminirung mit der Zunahme der Statur. Aber gerade diese Regelmässigkeit ist mir verdächtig; sie deutet nicht auf Auslese, die mehr ungleichmässig, anschwellend und abschwellend, sich geltend machen würde, sondern gerade auf Einwirkungen allgemeiner Natur, wie hier das Altern und seine Folgen.

Nehmen wir nun einmal an, die ganze Abnahme der Körperlänge sei eine Folge des Alterns. Dann würden dieselben Männer, die im Alter von 31—40 Jahren 1,675 m messen, im Alter von 20—30 Jahren 1,667 m, von 41—50 Jahren 1,662 m, von 51—60 Jahren 1,653 m, von 61—70 Jahren 1,655 m, von 71—100 Jahren 1,633 messen. Ungefähr also würde die Länge mit jedem Jahrzehnt um 1 cm abnehmen, beim weiblichen Geschlechte ebenso. Beim Manne hätten wir ferner vom 21.—30. bis zum 31.—40. Jahre noch eine Zunahme um 1 cm, beim Weibe ein Stehenbleiben. Nach dieser Annahme wollen wir die Grenzen für Kleine, Mittlere und Grosse neu reguliren. Sie wären alsdann folgende:

Männer

Alter	kleine	mittlere	grosse
20,..— 30	1,41—1,59	1,60—1,69	1,70—1,90
31 — 40	1,41—1,60	1,61—1,70	1,71—1,90
41 — 50	1,41—1,59	1,60—1,69	1,70—1,90
51 — 60	1,41—1,58	1,59—1,68	1,69—1,90
61 — 70	1,41—1,57	1,58—1,67	1,68—1,90
71 —100	1,41—1,56	1,57—1,66	1,67—1,90

Weiber

Alter	kleine	mittlere	grosse
20,..— 30	1,31—1,50	1,51—1,60	1,61—1,75
31 — 40	1,31—1,50	1,51—1,60	1,61—1,75
41 — 50	1,31—1,49	1,50—1,59	1,60—1,75
51 — 60	1,31—1,48	1,49—1,58	1,59—1,75
61 — 70	1,31—1,47	1,48—1,57	1,58—1,75
71 —100	1,31—1,46	1,47—1,56	1,57—1,75

Nach diesen, auf Annahme des Alterns als alleiniger Ursache der Grössenabnahme basirenden, Grenzbestimmungen will ich jetzt Tabelle XVIII korrigiren:

Tabelle XIX: Beziehungen zwischen Statur und Lebensdauer.

		Es erreichten das				
		30ste	40ste	50ste	60ste	70ste Jahr
Von kleinen Männern	(150)	89,3	74,6	52,6	28,6	15,3 %
„ mittleren „	(549)	88,0	73,8	55,9	33,3	17,5 „
„ grossen „	(346)	89,3	76,6	58,4	37,3	14,5 „
„ kleinen Weibern	(115)	86,1	68,7	53,9	38,3	27,0 „
„ mittleren „	(448)	85,5	71,7	56,3	39,9	23,2 „
„ grossen „	(212)	85,7	74,9	61,7	37,7	18,4 „

Wie man sieht, ist die ganze Regelmässigkeit der Differenzen verschwunden, und ebenso ihre Beträchtlichkeit; sie sind fast immer von unwesentlicher Grösse und sind ferner bald zu Gunsten des einen, bald zu Gunsten des anderen Typus, wie sie auch keineswegs immer bei beiden Geschlechtern auf derselben Altersstufe gleichnamig sind. Alles dieses scheint mir für die Richtigkeit unserer Annahme zu sprechen, wonach der grössere Typus nicht deshalb auf der nächsten Altersstufe in geringerer Häufigkeit auftritt, weil er mehr Individuen durch den Tod verloren hat, sondern weil eine gewisse Anzahl Individuen, die vorher zu ihm gehörten, wegen Längenabnahme in den nächstniedrigen Typus einrangirt werden mussten. Andernseits ist eine Längenabnahme vom 30.—40. bis zum 80.—100. Lebensjahre um 5—6 cm, also um etwa 3%, doch gewiss nichts Auffallendes, nichts Unbegreifliches; im Gegentheil, wir würden fast eine grössere erwarten.

Ich habe an diesem Beispiel die Möglichkeit bezw. Wahrscheinlichkeit von Auslese-Erscheinungen so ausführlich erörtert, weil ihre Wirkungen natürlich die Zuverlässigkeit und Verwendbarkeit unserer Zahlen und Mittelwerthe auf's schwerste beeinträchtigen würde. Nachdem ich nunmehr nachgewiesen habe, dass ihr Eingreifen äusserst unwahrscheinlich ist, kehre ich wieder zu Tabelle XV zurück.

Das Verhältniss der männlichen Mittelwerthe zu den weiblichen bleibt bei den Erwachsenen ziemlich stabil; vorher schwankt es stärker, doch lässt sich als Grundzug erkennen, dass die weiblichen Mittelwerthe zur Zeit der Geburt weniger von den männlichen verschieden sind und erst im Laufe der Entwicklung allmälig hinter ihnen zurückbleiben. Um die einzelnen Schwankungen, an denen die zu geringe Anzahl der benutzten Fälle schuld ist, mehr auszugleichen, ziehe ich die Altersstufen zu grösseren Rubriken zusammen:

Tabelle XX: Verhältniss zwischen männlicher und weiblicher mittlerer Körperlänge.

Alter	Männl. Fälle	Männl. Mittel	Weibl. Fälle	Weibl. Mittel	M. : W.
0,.— 1,0	48	0,615	29	0,604	100 : 98,21
1,.— 2,0	62	0,770	55	0,758	„ : 98,44
2,.— 4,0	66	0,897	55	0,864	„ : 96,32
4,.— 10,0	46	1,097	57	1,059	„ : 96,54
10,.— 20,0	75	1,601	58	1,492	„ : 93,19
20,.— 25,0	46	1,667	47	1,567	„ : 93,99
25,.—100	1000	1,6559	732	1,5463	„ : 93,38

Leider sind die Fälle aus der Periode vom 2. bis zum 25. Lebensjahre viel zu schwach vertreten, um über den verschiedenen Gang der Entwicklung bei beiden Geschlechtern Auskunft zu geben; doch existiren über diesen Punkt ja bereits genügend ausführliche Untersuchungen.

Das definitive Verhältniss der männlichen Körperlänge zur weiblichen ist 100 : 93—94.[1]) Es schwankt — vgl. Tabelle XV — nur zwischen 100 : 92,71 und 100 : 94,13, obgleich die Zahl der Fälle in einzelnen Rubriken sehr gering war.

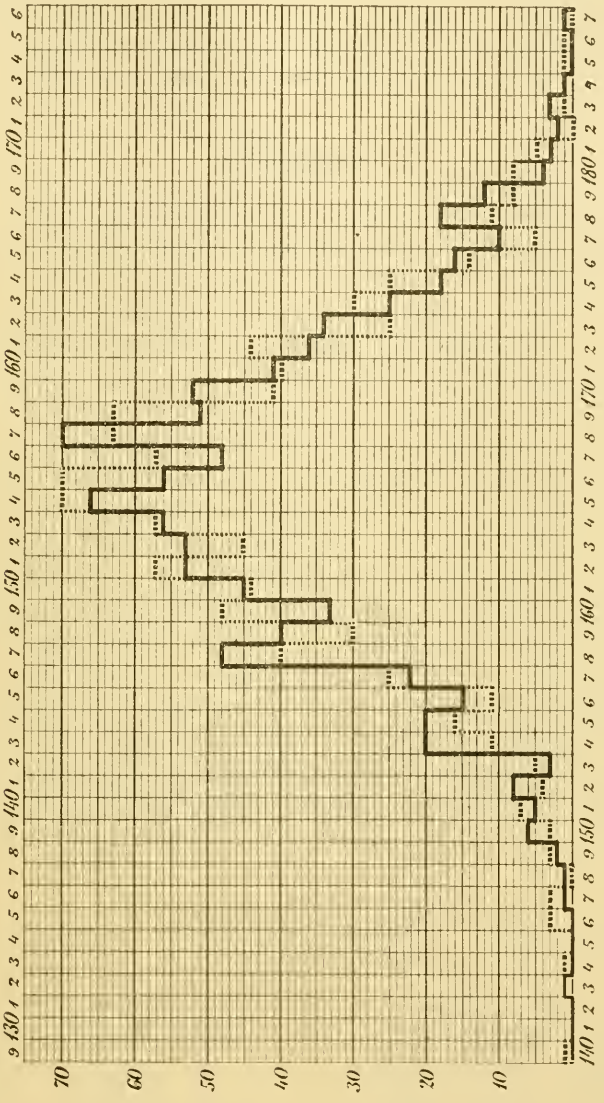
Es fragt sich nun, ob die einzelnen Fälle bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise um die Mittelzahl gruppirt sind. Eine und dieselbe Mittelzahl kann ja auf die verschiedenste Weise zu Stande kommen. Es können z. B. das eine Mal hauptsächlich mittlere Grössen vertreten sein, das andere Mal hauptsächlich sehr niedrige und sehr hohe. Die verständlichste und übersichtlichste Darstellung giebt uns in solchen Fällen die graphische Darstellung. Ich benutze sie auch hier, um die Vertretung der einzelnen Körperlängen bei beiden Geschlechtern vergleichen zu können. Natürlich sind nur Erwachsene vertreten, von dem Beginn des 26. Lebensjahres an; die Körperlängen sind in Centimetern ausgedrückt.

Die mittlere Differenz zwischen beiden Geschlechtern beträgt — vgl. Tabelle XX — 0,1096 m, also genau 11 cm. Ich habe auf Fig. 1 die — punktirte — Kurve für die Weiber mit der männlichen Kurve darnach zur Deckung gebracht, indem ich sie um 11 cm verschob. Die für die weiblichen Fälle bestimmten oberen Centimeterzahlen differiren also von den für die männlichen Fälle geltenden unteren um diese 11 cm. Ferner habe ich die Häufigkeit der einzelnen Maasse auf je 1000 Fälle berechnet — beim Manne waren es zufällig gerade 1000, beim Weibe 732 Einzelmaasse.

---

[1]) Genau dasselbe Verhältniss fand ich auch stets bei meinen Messungen am Hand- und Fussskelet eingehalten!

Beim Betrachten der Fig. 1 fällt die grosse Uebereinstimmung beider Kurven auf. Es heben sich keine charakteristischen Unterschiede ab; die einander entsprechenden Grössen sind in genau gleicher



Figur 1.

Weise vertreten. Wir sind also für unser Material zu dem Schlusse berechtigt:

In Betreff der Körpergrössen besteht zwischen Mann und Weib

das Verhältniss, dass genau die gleichen Maasse wie beim Manne auch beim Weibe sich finden, zwar verjüngt, aber stets nach demselben Maassstabe.

In Bezug auf Körpergrösse ist das Weib das verjüngte Ebenbild des Mannes. Typische Unterschiede, die auf eine abweichende Zusammensetzung der beiden Geschlechter aus differenten, ethnologischen Elementen hinweisen könnten, sind hier nicht angedeutet.

V. Kopfmaasse.

Es werden hier folgende Maasse berücksichtigt werden: 1. Kopflänge: grösste Länge des Kopfes; 2. Kopfbreite: grösste Breite des Kopfes; 3. Kopfhöhe: Ohrhöhe, Höhe des Kopfes über den oberen Rand des äusseren Gehörganges; 4. Gesichtsbreite: grösste Jochbogenbreite; 5. Gesichtshöhe: Summe der Obergesichtshöhe (Nasenwurzel bis Mundspalte) plus Untergesichtshöhe (Mundspalte bis Kinn).

Ueber die Ausführung der Messungen vgl. Mehnert l. c.

Die Maasse der Kinder und der Heranwachsenden lasse ich hier ganz fort, da bei der zu geringen Anzahl der Fälle die Mittelwerthe zu wenig gesichert, ihre Vergleichung zu wenig lohnend ist. Schon vor dem 20. Jahre ist das Wachsthum des Kopfes beendet; ich rechne daher die Individuen vom Beginn des 21. Lebensjahres an als „Erwachsene". Für die Gesichtsmaasse ist dies allerdings nicht ganz gerechtfertigt; aber da es hier sich nur um Vergleichung von Mann und Weib handelt, so ist dieser kleine Fehler ohne Einfluss.

Ich verzichte darauf, hier die Einzelmessungen wiederzugeben. Die graphische Darstellung ergiebt nämlich dasselbe, was sie für die Körperlänge ergeben hat: übereinstimmende Zusammensetzung in Bezug auf das Vorkommen höherer und niedrigerer Maasse. Die männliche und die weibliche Kurve decken sich bei jedem Maasse wie auf Fig. 1.

Tabelle XXI: Mittelwerthe der Kopfmaasse Erwachsener.

	Männer		Weiber		
	Fälle	Mittel	Fälle	Mittel	M. : W.
Körperlänge[1])	1000	1,6559 m	732	1,5463 m	100 : 93,38
Kopflänge	1039	0,1866 „	805	0,1797 „	100 : 96,30
Kopfbreite	1038	0,1546 „	803	0,1483 „	100 : 95,92
Kopfhöhe	886	0,1211 „	715	0,1157 „	100 : 95,54
Gesichtsbreite	887	0,1374 „	718	0,1286 „	100 : 93,60
Gesichtshöhe	887	0,1243 „	717	0,1114 „	100 : 89,62

[1]) Zum Vergleich. Aus Erwachsenen von 25,.. Jahren an berechnet.

Die weiblichen Mittelwerthe zeigen bemerkenswerthe Beziehungen zu den männlichen. Die Kopfmaasse sind höher, als dem Verhältniss der Körperlänge entsprechen würde. Wir müssen aber bedenken, dass wir die Kopfmaasse eigentlich nur mit den Maassen des Stammes vergleichen dürfen, während die Körperhöhe sich zusammensetzt aus der eigentlichen Körperlänge und aus der Länge der unteren Extremität. Bei Thieren fällt es uns niemals ein, die Entfernung des Scheitels von der Sohlenfläche der hinteren Extremität als Maass zu benutzen. Nun wissen wir, dass die Extremitäten, und speciell die untere, beim Weibe relativ kürzer ist als beim Manne. Das Verhältniss der eigentlichen Körperlänge („Sitzhöhe") wird sich also etwas höher stellen.

Die Zahlen unserer Strassburger Leichenmessungen sind noch zu gering, um das Verhältniss zwischen Sitzhöhe und Körperlänge mit grösserer Sicherheit feststellen zu können. Zur Aufstellung eines Näherungswerthes will ich die Angabe von Riccardi (citirt bei Ellis, S. 44) benutzen, wonach die Sitzhöhe beim Manne 52%, beim Weibe 53% der Körperlänge beträgt. Wenn auch diese Angaben, die nach Untersuchungen an Italienern gemacht sind, nicht ohne weiteres auf unser Material übertragen werden können, so geben sie doch einen ungefähren Anhalt. Nach ihnen würde für die Sitzhöhe sich ein Verhältniss von 100 : 95,18 herausstellen: wir kommen also dem Verhältniss der Kopfmaasse schon recht nahe.

Somit erscheinen die Kopfmaasse des Weibes nicht unverhältnissmässig gross, sondern gerade entsprechend; hingegen die Gesichtsmaasse zu niedrig: die Breite schon etwas, die Höhe ganz beträchtlich.

Der Kopf des Weibes zeigt in seinen Dimensionen Uebereinstimmung mit dem des Mannes im Hirntheil; er weicht ab im Gesichtstheil, indem das Gesicht etwas schmaler und bedeutend niedriger ist.

VI. Kopf- und Gesichtsform.

Interessanter als die Dimensionen selbst sind die Verhältnisse zwischen ihnen, da diese uns ein Bild der Formen geben.

Der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Schädel- und Gesichtsform lässt sich am einfachsten aus den im vorigen Kapitel mitgetheilten Mittelwerthen berechnen. Ich stelle hier die mittleren Werthe für den Längen-Breitenindex, den Breiten-Höhenindex und den Längen-Höhenindex des Kopfes sowie den Jochbreiten-Gesichtshöhenindex (einfach als „Gesichtsindex" bezeichnet) zusammen:

Tabelle XXII: Mittlere Kopfindices.

	Mann	Weib	Index M.	Index W.
Länge : Breite	186,6 : 154,6 mm	179,7 : 148.3 mm	82,9	82,5
Breite : Höhe	154,6 : 121,1 „	148,3 : 115,7 „	78,3	78,0
Länge : Höhe	186,6 : 121,1 „	179,7 : 115,7 „	64,9	64,4
Gesichtsform	137,4 : 124,3 „	128,6 : 111,4 „	90,5	86,6

Die Unterschiede sind nur an einem Punkte etwas beträchtlicher Der Schädeltheil des weiblichen Kopfes ist um ein Geringes länger, schmäler und niedriger als der des männlichen; das Gesicht dagegen ist ausgesprochen breiter.

Aber es kommt beim Vergleich weniger auf die Differenz des mittleren Index an, als auf die Frage, wie der Mittelwerth zu Stande gekommen ist, d. h. ob die einzelnen (höheren und niedrigeren) Indices in gleicher oder in verschiedener Häufigkeit vertreten sind. Letzteres würde auf ethnologische Verschiedenheit deuten; dabei wäre ja immer noch eine (zufällige) Uebereinstimmung des Mittelwerthes nicht ausgeschlossen. Auch ist es hier von Bedeutung, die Indices des Kindesalters mit einander zu vergleichen, um zu sehen, ob die anscheinende Differenz zwischen erwachsenen Männern und Weibern sich hier schon vorfindet, ob sie etwa auf einen mehr infantilen Typus des weiblichen Kopfes deutet etc. etc.

1. Längen-Breitenindex.

In den jetzt folgenden Zusammenstellungen sind die Indices benutzt, wie sie direkt aus den Mittelwerthen berechnet sind. Der mittlere Index ist hier also nicht der Index der Mittelwerthe, sondern der Mittelwerth der Indices.

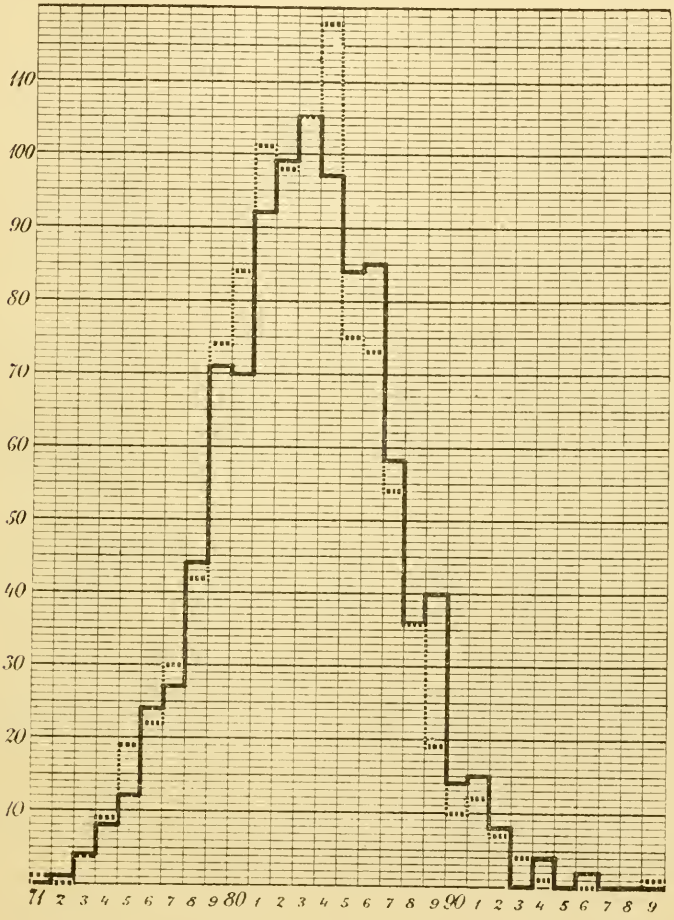
Tabelle XXIII: Längen-Breitenindex des Kopfes.

	Männer.				Weiber.			
Alter	Fälle	Min.	Max.	Mittel	Fälle	Min.	Max.	Mittel
0,..— 1,0	49	69	98	82,8	31	73	93	82,5
1,..— 2,0	65	77	96	83,7	54	73	95	83,4
2,..— 5,0	80	77	96	84,1	76	72	95	82,5
5,..— 10,0	30	77	93	83,2	39	76	92	83,5
10,..— 15,0	16	76	89	82,3	21	78	88	82,9
15,..— 19,9	44	74	89	82,2	27	76	91	83,9
0,..— 19,9	284	69	98	83,3	248	72	95	83,0
20,0—100	1041	72	96	82,98	808	71	99	82,63

Um einen ganz verschwindend kleinen Betrag scheint also das Weib sich mehr zur Dolichocephalie zu neigen. Im Uebrigen scheint sich

die Kopfform mit dem Heranwachsen nicht mehr zu ändern. Ziehen wir die beiden ersten Jahrgänge zusammen, so erhalten wir für 114 M. 83,3 für 85 W. 83,1, also schon fast dieselben Indices wie für Erwachsene.

Die Vertheilung der Fälle auf die Reihenfolge der Indices ersehen wir aus der graphischen Darstellung auf Fig. 2, wo ihre Häufig-



Figur 2.

keit auf je 1000 Fälle ausgerechnet ist. Die beiden Kurven decken sich fast vollkommen.

Für unser Material ergiebt sich also eine fast absolute Uebereinstimmung im Vorkommen und in der Vertheilung von dolicho-, meso- und brachycephalen Typen bei beiden Geschlechtern.

2. Breiten-Höhenindex.

Da das Verhältniss von Länge zu Breite konstant ist, bleibt es gleich, ob wir die Kopfhöhe mit der Länge oder mit der Breite vergleichen; ich ziehe letzteres vor.

Tabelle XXIV: Breiten-Höhenindex des Kopfes.

Alter	Männer. Fälle	Min.	Max.	Mittel	Weiber. Fälle	Min.	Max.	Mittel
0,..— 1,0	45	64	95	**82,6**	24	72	99	**84,5**
1,..— 2,0	57	72	94	**82,9**	51	70	98	**82,3**
2,..— 5,0	68	63	90	**80,8**	70	68	89	**81,6**
5,..— 10,0	26	69	87	**80,0**	33	73	93	**81,9**
10,..— 15,0	14	73	90	**80,0**	20	70	85	**79,8**
15,..— 19,9	41	72	88	**79,1**	23	59	89	**78,8**
0,..— 19,5	251	63	95	**81,2**	221	59	99	**81,7**
20,..— 100	885	60	95	**78,36**	720	57	99	**78,09**

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, dass der Unterschied zwischen beiden Geschlechtern während der Entwicklungszeit keine typischen Züge aufweist, dass aber unverkennbar die Höhe des Kopfes während dieser Zeit abnimmt (zurückbleibt). Ziehen wir beide Geschlechter zusammen, so gleichen sich die Unregelmässigkeiten mehr aus:

Alter:	0,..—1,0	1,..—2,0	2,..—5,0	5,..—10,0	10,..—15,0	15,..—19,9	20,..—100
Fälle	69	108	138	59	34	64	1605
Index	83,2	82,6	81,2	81,0	79,9	79,0	78,2

Die Kopfhöhe nimmt also von der Geburt bis zur Beendigung des Wachsthums ausgesprochen und ziemlich regelmässig ab.

Die graphische Darstellung (vgl. Fig. 3) lässt uns wiederum erkennen, dass beide Geschlechter nach einem gemeinsamen Grundplan gebaut sind. Die Uebereinstimmung der Mittelzahlen ist keine zufällige, sondern beruht darauf, dass die einzelnen Indices bei beiden Geschlechtern in gleicher Häufigkeit vorkommen.

Bei unserem Material ist also die Häufigkeit der hypsi-, meso- und chamäcephalen Kopfformen bei beiden Geschlechtern die gleiche.

3. Gesichtsindex.

Wir haben im fünften Kapitel auf Tabelle XXI gesehen, wie die Jochbogenbreite des Weibes zu der des Mannes in annähernd normalem Maassverhältnisse steht, während die Gesichtshöhe des Weibes beträchtlich zu klein ist. Auf folgender Tabelle sehen wir, wie dieser Unterschied sich allmälig herausbildet:

Tabelle XXV: Breiten-Höhenindex des Gesichtes.

Alter	Männer. Fälle	Min.	Max.	Mittel	Weiber. Fälle	Min.	Max.	Mittel
0,. .— 1,0	44	57	88	72,5	30	58	86	70,8
1,. .— 2,0	64	56	89	73,4	54	60	97	72,7
2,. .— 5,0	77	66	92	76,6	72	59	92	75,3
5,. .— 10,0	30	68	93	80,8	37	67	91	81,0
10,. .— 15,0	15	77	99	86,1	22	66	103	81,7
15,. .— 19,9	41	89	104	88,9	24	95	97	86,0
20,. .—100	889	73	114	90,5	716	68	112	86,9

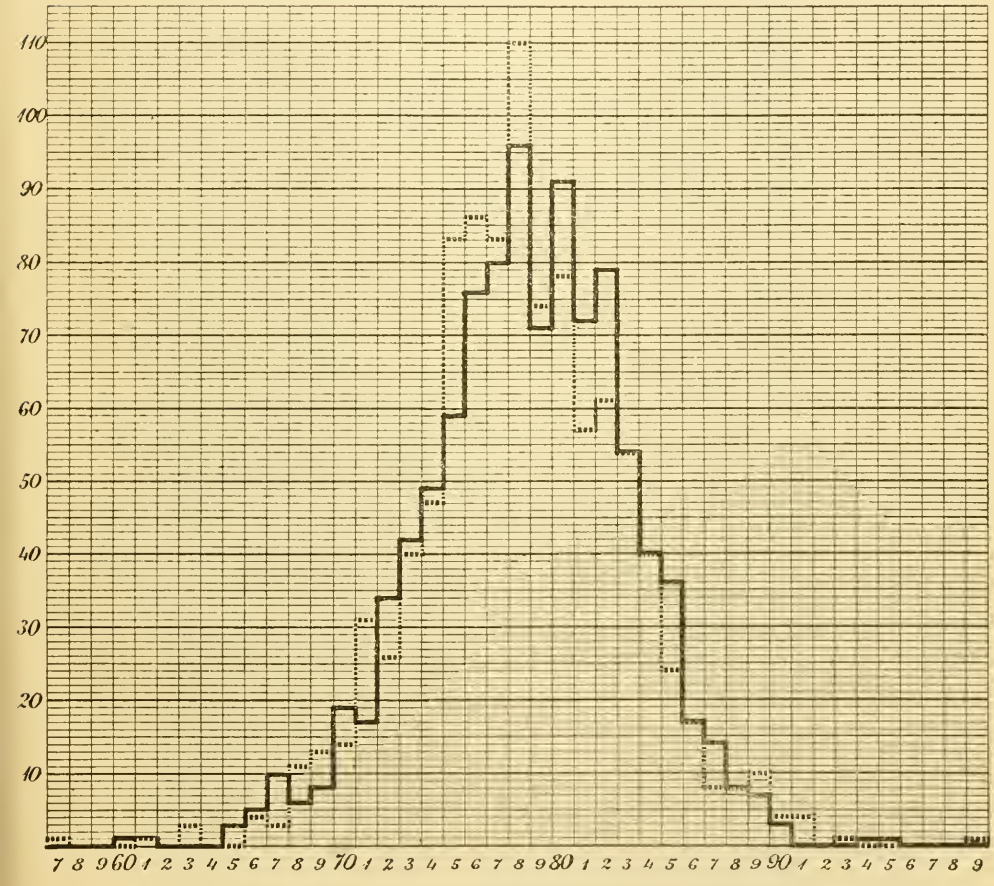


Fig. 3.

Der Gesichtsindex ist zur Zeit der Geburt bedeutend geringer als beim Erwachsenen. Er nimmt allmälig zu, indem das Gesicht länger wird, und zwar bis zum 10. Jahre bei beiden Geschlechtern — möglicherweise besteht schon von Anfang an eine konstante kleine Differenz zu

Gunsten des männlichen Geschlechts. Zwischen dem 10. und 20. Lebensjahre aber nimmt er beim Manne fast doppelt so stark zu wie beim Weibe.

Wenn wir jetzt auf Fig. 4 die graphische Darstellung der Vertheilung der Indices ansehen, so können wir uns wieder überzeugen,

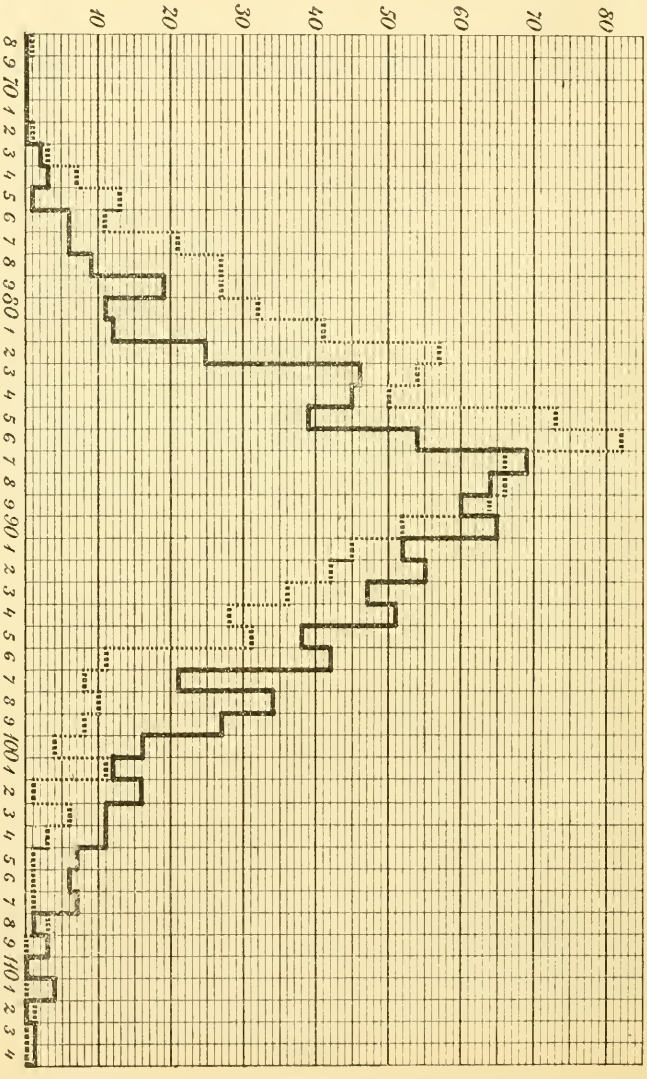


Fig. 4.

dass der ganze Unterschied in einem gleichmässigen Zurückbleiben der weiblichen Indices besteht. Rücken wir die weibliche Kurve um 3 oder 4 Stellen nach rechts, so würde sie ebenfalls mit der männlichen Kurve zusammenfallen.

Der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Gesichtsform besteht ausschliesslich in der stärkeren Beibehaltung der infantilen Gesichtsform.

Zusammenstellung der Ergebnisse.

Das Hauptergebniss dieser Untersuchung ist die absolute Uebereinstimmung beider Geschlechter in allen hier berücksichtigten ethnologischen Charakteren. Auf keinem Punkte tritt eine Andeutung auf, als kehrten die ethnologischen Elemente, die sich an der Entstehung und den Aufbau der jetzigen Bevölkerung von Unterelsass betheiligt haben, bei dem einen Geschlechte in anderer Häufigkeit wieder als bei dem andern. Mit einem der Chemie entlehnten Vergleiche möchte ich es so ausdrücken: die ethnologische Formel, die ethnologische Konstitution ist für beide Geschlechter die gleiche. Ich will die Berechtigung dieser Behauptung in einer zusammenfassenden Besprechung kurz wiederholen:

1. Haarfarbe: Das Weib ist durchweg weniger blond als der Mann und

2. Augenfarbe: das Weib ist durchweg dunkeläugiger als der Mann.

Dieser Unterschied beruht, wie die von Bergholz mitgetheilten Beobachtungen beweisen, auf specifischen Geschlechtseigenthümlichkeiten, und nicht auf ethnologischen Momenten.

3. Beziehungen zwischen Haar- und Augenfarbe. Die hier obwaltenden Unterschiede sind die naturgemässen Konsequenzen der in den beiden einzelnen Komponenten bestehenden Abweichungen. Nur eine Ausnahme besteht, und das ist zugleich die einzige Andeutung einer möglicherweise bestehenden ethnologischen Verschiedenheit: das Auftreten einer besonderen Gruppe mit schwarzem Haar und hellen Augen, die beim erwachsenen Manne etwa viermal so stark (15,9 %) vertreten ist als beim erwachsenen Weibe (3,4 %).

4. Körperhöhe. Die Längenmaasse des Weibes sind nach einem bestimmten Verhältniss verkleinerte Wiederholungen der Maasse des Mannes.

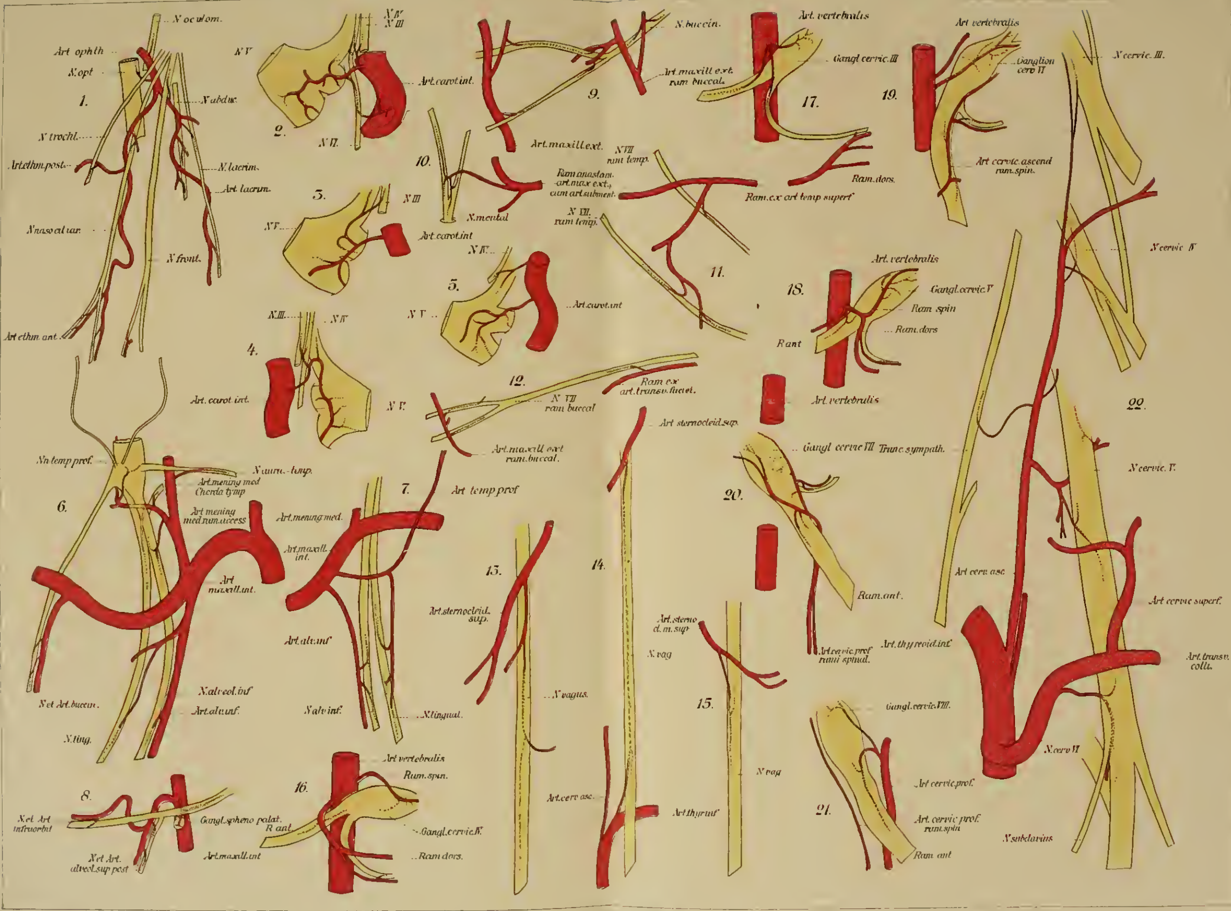
5. Kopf- und Gesichtsmaasse. Für sie gilt dasselbe wie für die Körperhöhe, nur ist die Verkleinerung bei den Gesichtsmaassen, namentlich bei der Gesichtshöhe, eine stärkere, was sich aber als einfache Konservirung mehr infantiler Zustände erklärt.

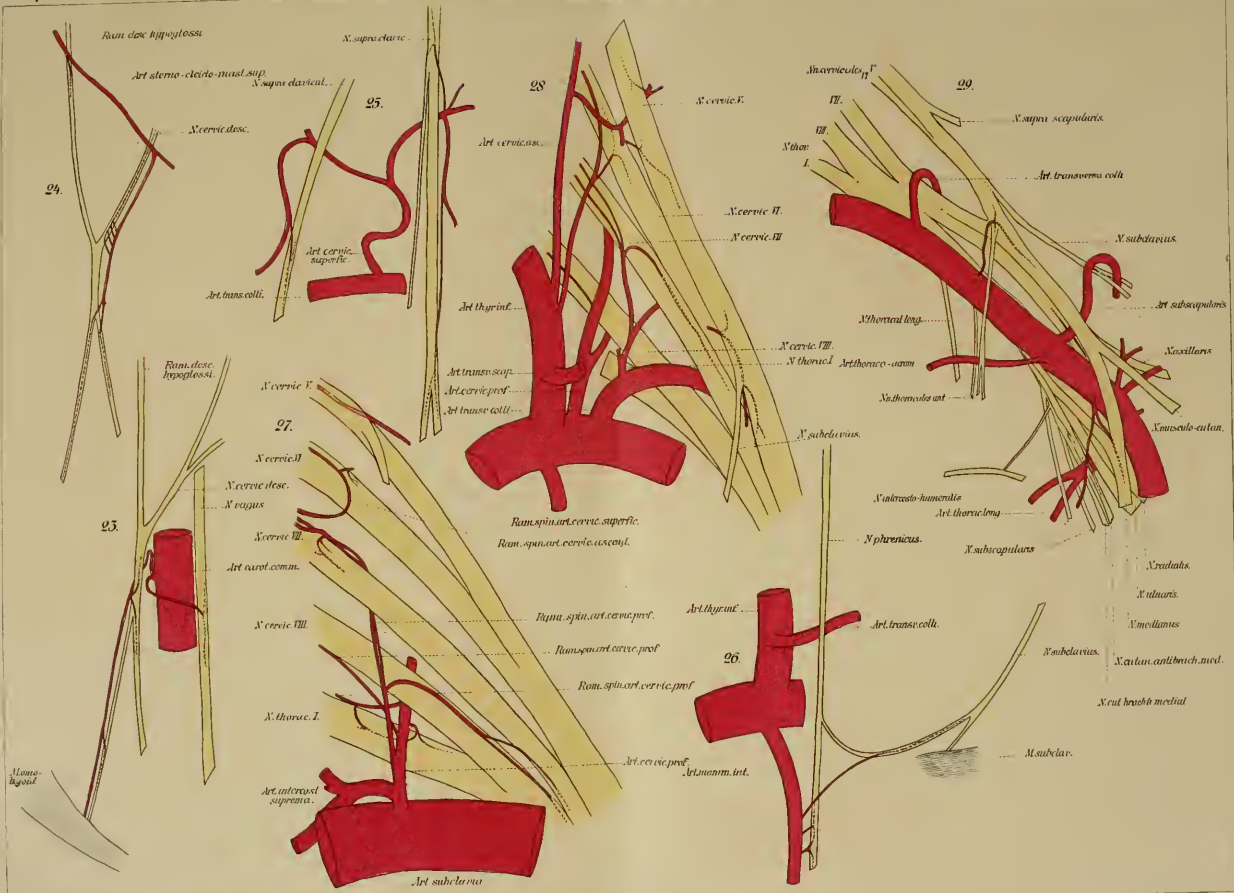
6. Kopf- und Gesichtsformen. Die stärkere Neigung des weiblichen Geschlechts zur Dolichocephalie und zur Chamäcephalie ist so ausserordentlich gering, dass sie nicht in Betracht kommen kann;

die ausgesprochene Chamäprosopie dagegen bedeutet ein einfaches Beharren bei mehr infantiler Form. In der Häufigkeit der einzelnen Typen und Formen zeigen sich ferner keine typischen Verschiedenheiten; selbst beim Gesichtsindex wiederholen sich alle Indices des Mannes in gleicher Häufigkeit, nur im gleichmässig verminderten Werthe, beim Weibe. —

Schlusswort. Ich kann es nicht oft genug betonen, dass ich stets nur vom körperlichen Unterschied zwischen Unterelsässer und Unterelsässerin geredet habe. Nichts hat mir ferner gelegen, als den generellen Unterschied zwischen Mann und Weib feststellen zu wollen; nicht einmal an der Hand meines Materials als eines blossen Beispiels oder Paradigmas. Ich habe es deshalb auch ängstlich vermieden, auf die Befunde anderer Beobachter einzugehen, zu vergleichen, abzuschätzen, zu kritisiren. Diese Mittheilung will nicht Fragen lösen; sie will nur und ausschliesslich Material zur Lösung herbeitragen. Dieser Beitrag an Material, sowie der Umstand, dass es bereits etwas geordnet und gesichtet ist, wird hoffentlich denen nicht unwillkommen sein, für die er bestimmt ist, den berufenen und verdienten Bearbeitern dieser Frage, in erster Linie Herrn Havelock Ellis.

Strassburg i. Els., 12. Nov. 1896.

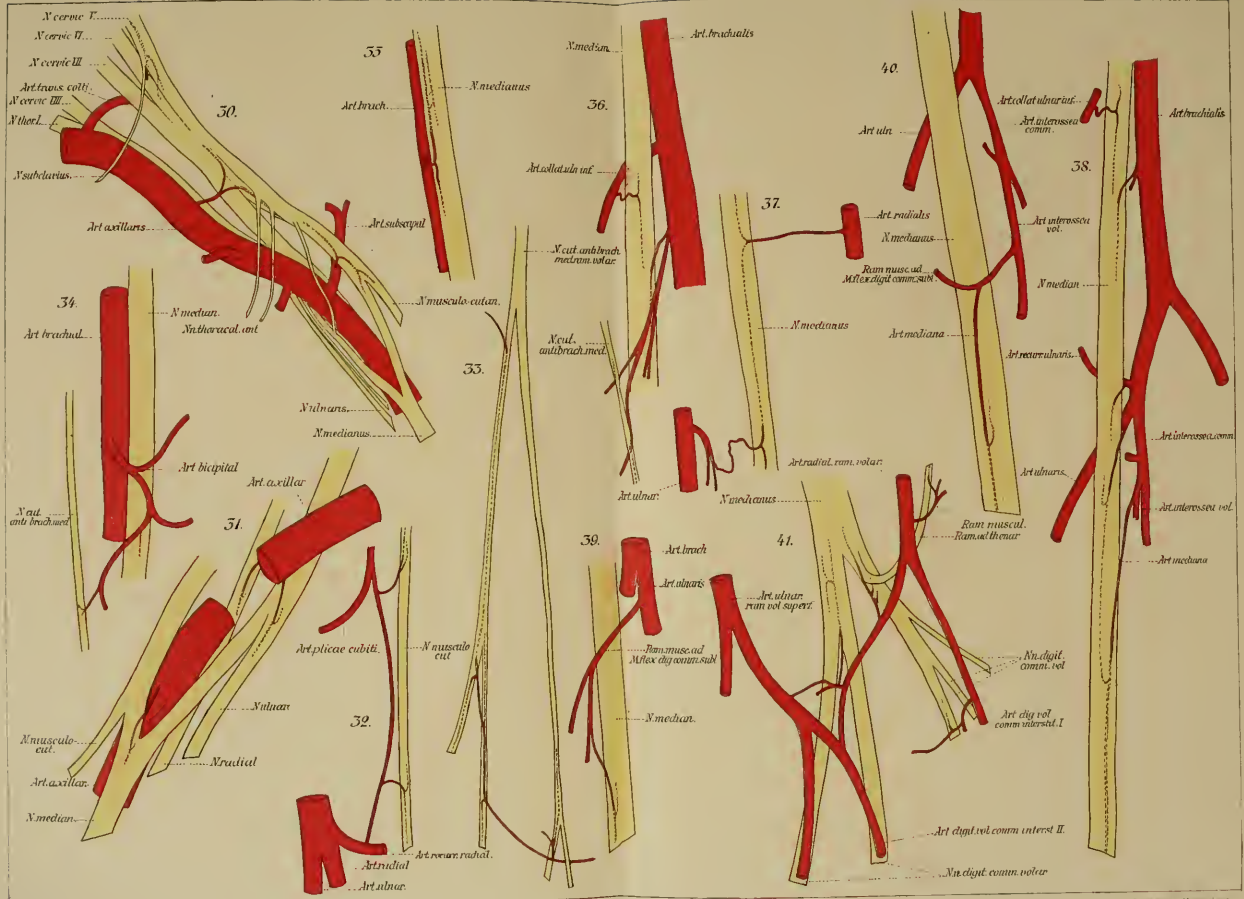

N. oculom.
Art. ophth.
N. opt.
1.
N. abduc.
N. trochl.
Art. ethm. post.
N. lacrim.
Art. lacrim.
N. nasociliar.
N. front.
Art. ethm. ant.
N. IV
N. III
N. V
Art. carot. int.
2.
N. II.
9.
N. buccin.
Art. maxill. ext. ram. buccal.
Art. maxill. ext.
10.
Ram. anastom. art. max. ext. cum art. subment.
N. mental.
Art. carot. int.
3.
N. III
N. V
N. VII ram. temp.
N. VII ram. temp.
Ram. ex art. temp. superf.
11.
Art. vertebralis
Gangl. cervic. III
17.
Ram. dors.
Art. vertebralis
Ganglion cerv. II
19.
Art. cervic. ascend. ram. spin.
N. cervic. III.
N. cervic. IV
N. IV
5.
N. V
Art. carot. int.
N. III
N. IV
4.
Art. carot. int.
N. V.
18.
Art. vertebralis
Gangl. cervic. V
Ram. spin.
Ram. dors.
Rant.
12.
Ram. ex art. transv. faciei.
N. VII ram. buccal.
Art. maxill. ext. ram. buccal.
Art. vertebralis
22.
N. temp. prof.
N. auric.-temp.
Art. mening. med.
Chorda tymp.
6.
Art. mening. med. ram. access.
Art. maxill. int.
Art. mening. med.
Art. maxill. int.
7.
Art. temp. prof.
Art. sternocleid. sup.
Gangl. cervic. VII
Trunc. sympath.
20.
N. cervic. V.
Art. alv. inf.
13.
Art. sternocleid. sup.
14.
Art. cerv. asc.
Ram. ant.
Art. cervic. superf.
Art. sterno cl. m. sup.
N. vag.
Art. cervic. prof. rami spinal.
Art. thyreoid. inf.
Art. transv. colli.
Net Art. buccin.
N. alveol. inf.
Art. alv. inf.
N. alv. inf.
N. lingual.
N. vagus.
15.
N. ling.
Gangl. cervic. VIII.
N. cerv. VI
8.
Art. vertebralis
Ram. spin.
16.
N. vag.
Art. cervic. prof.
Net Art. infraorbit.
Gangl. spheno palat.
R ant.
Gangl. cervic. IV.
Art. cerv. asc.
Art. thyr. inf.
21.
Art. cervic. prof. ram. spin.
N. subclavius
Net Art. alveol. sup. post.
Art. maxill. int.
Ram. dors.
Ram. ant.



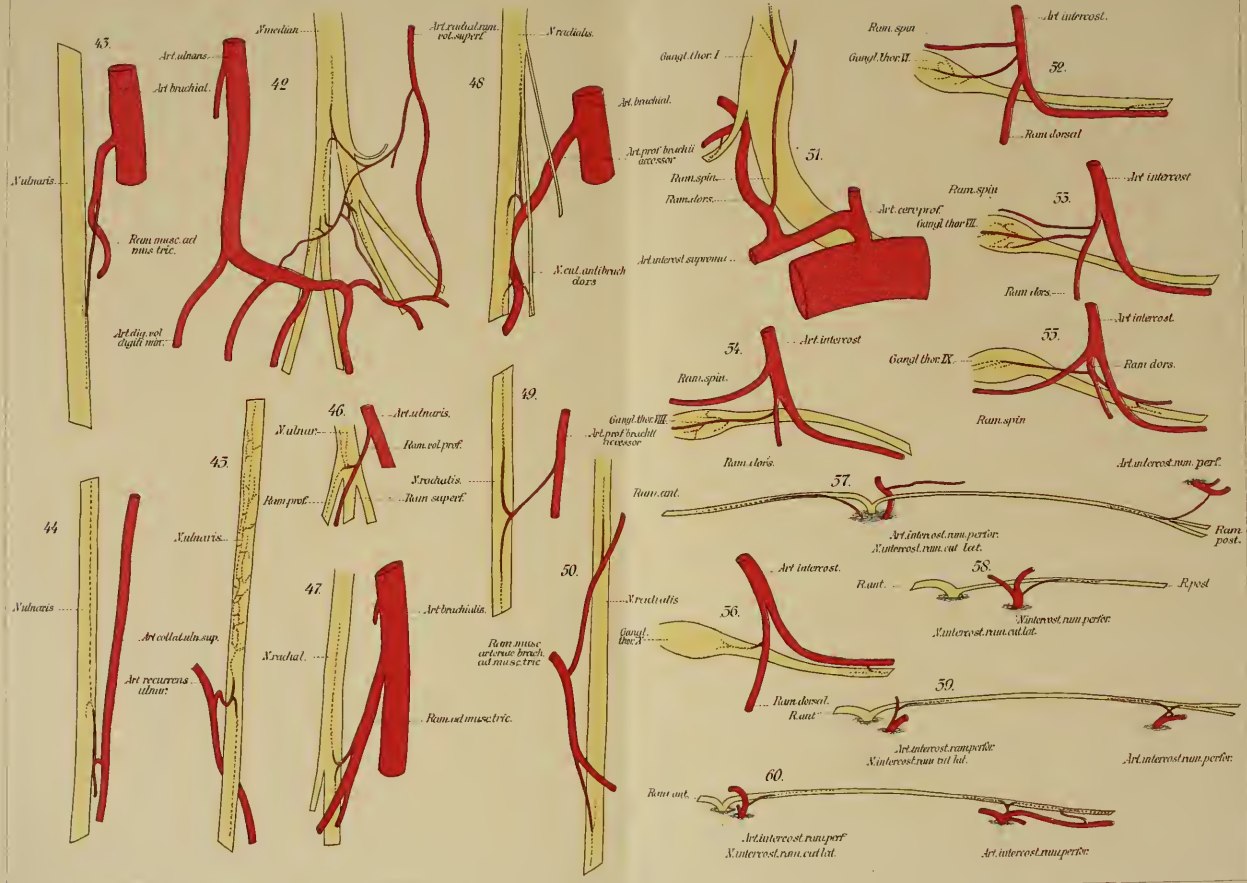
Bartholdy del.

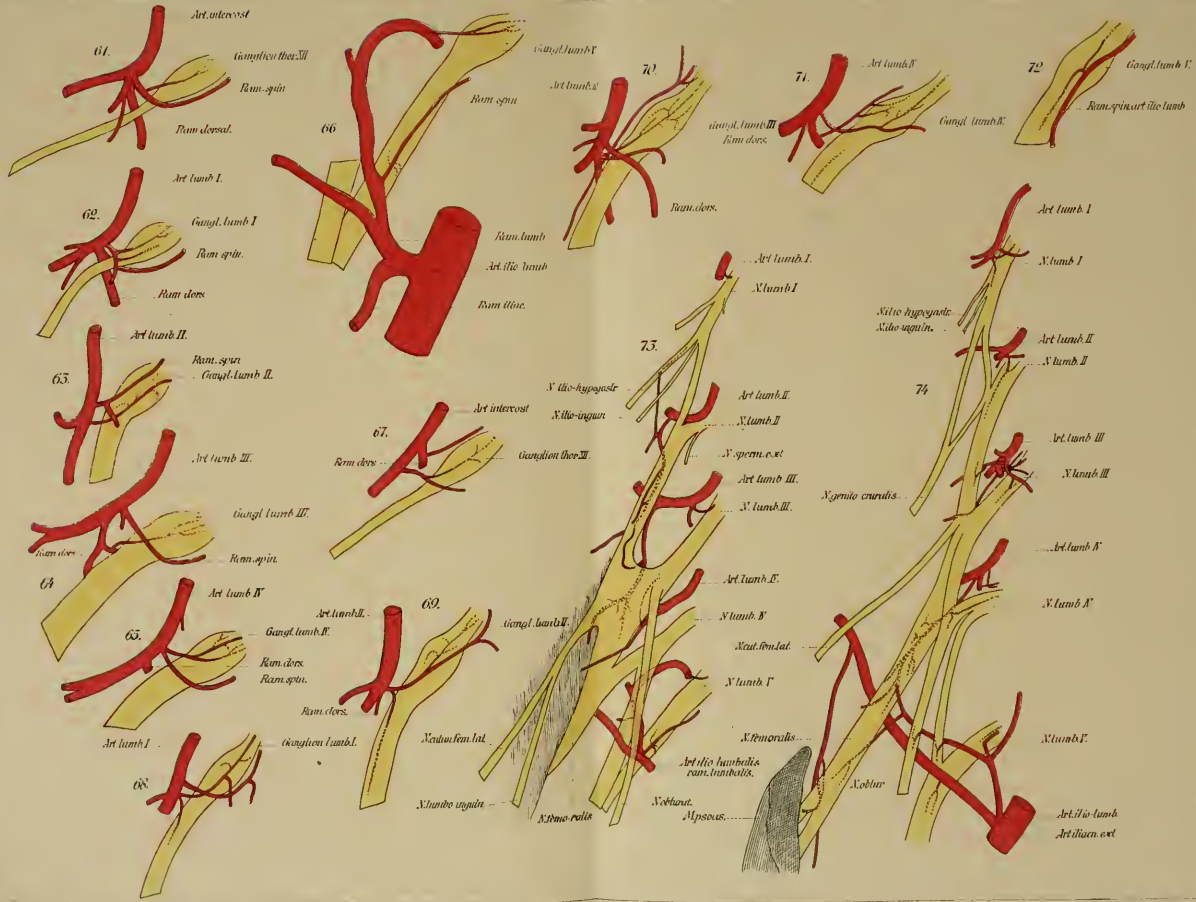
Verlag v. Gustav Fischer Jena

Lith. Anst. v. A. C. Müller, Jena

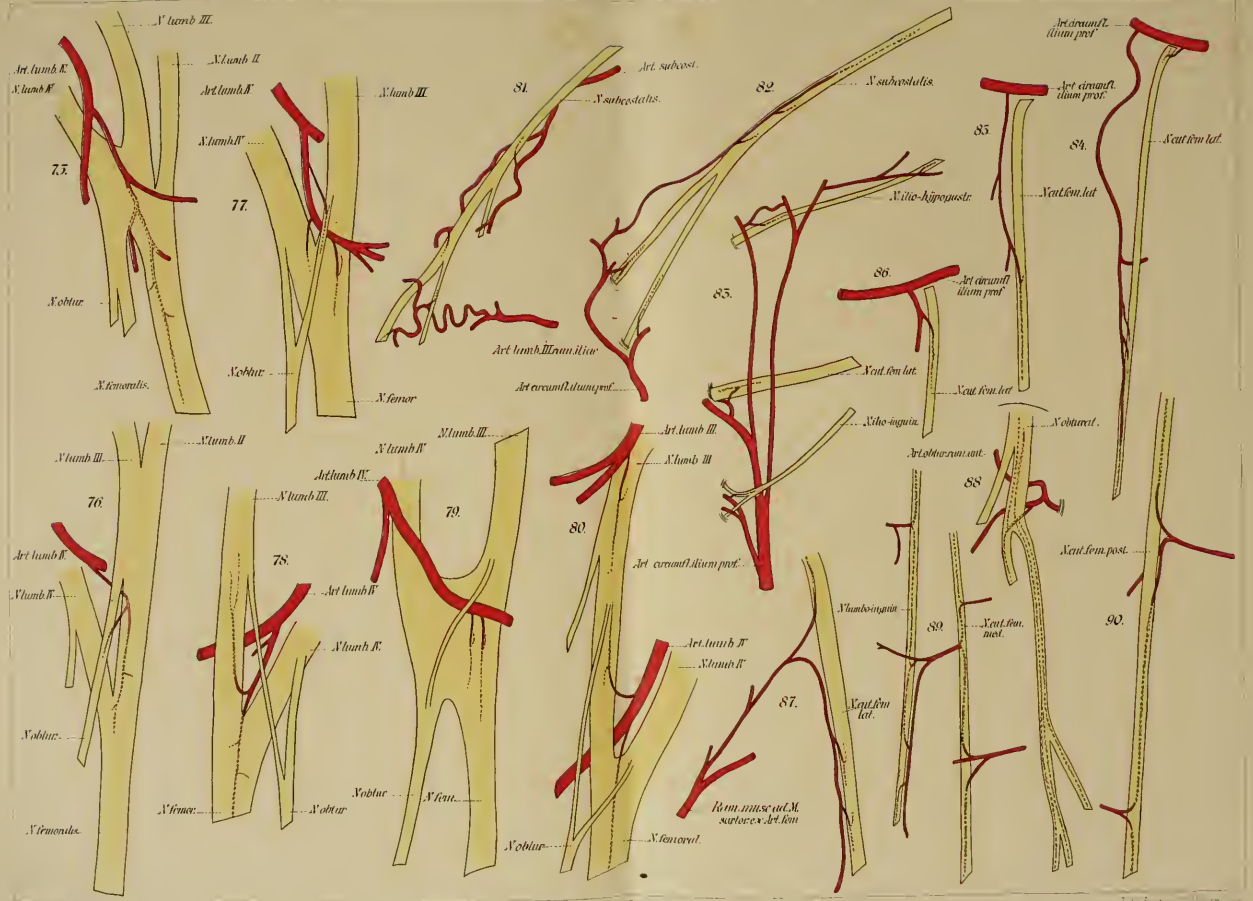


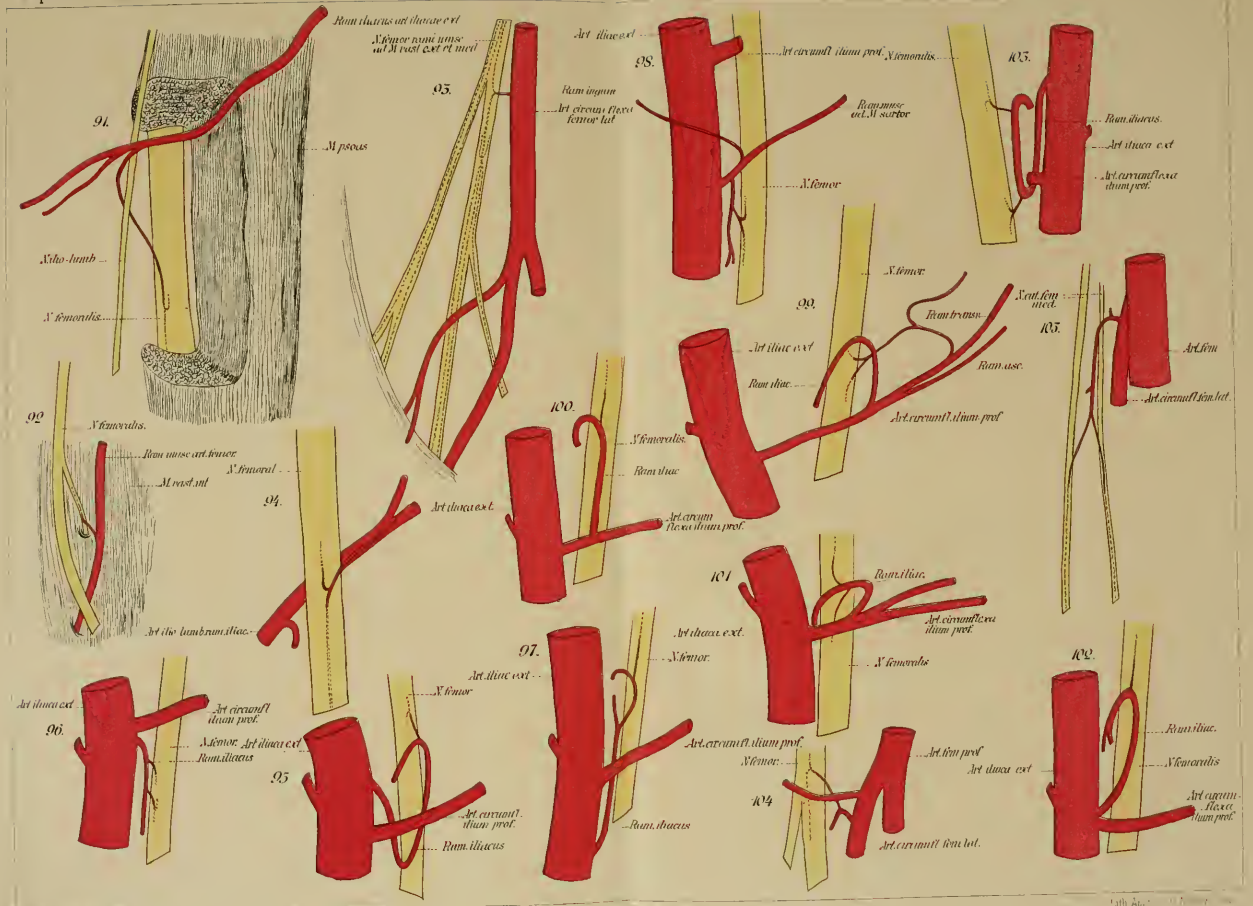
K. Bartholdy del. Verlag v. Gustav Fischer Jena Lith. Anst. [illegible] Müller & Kern

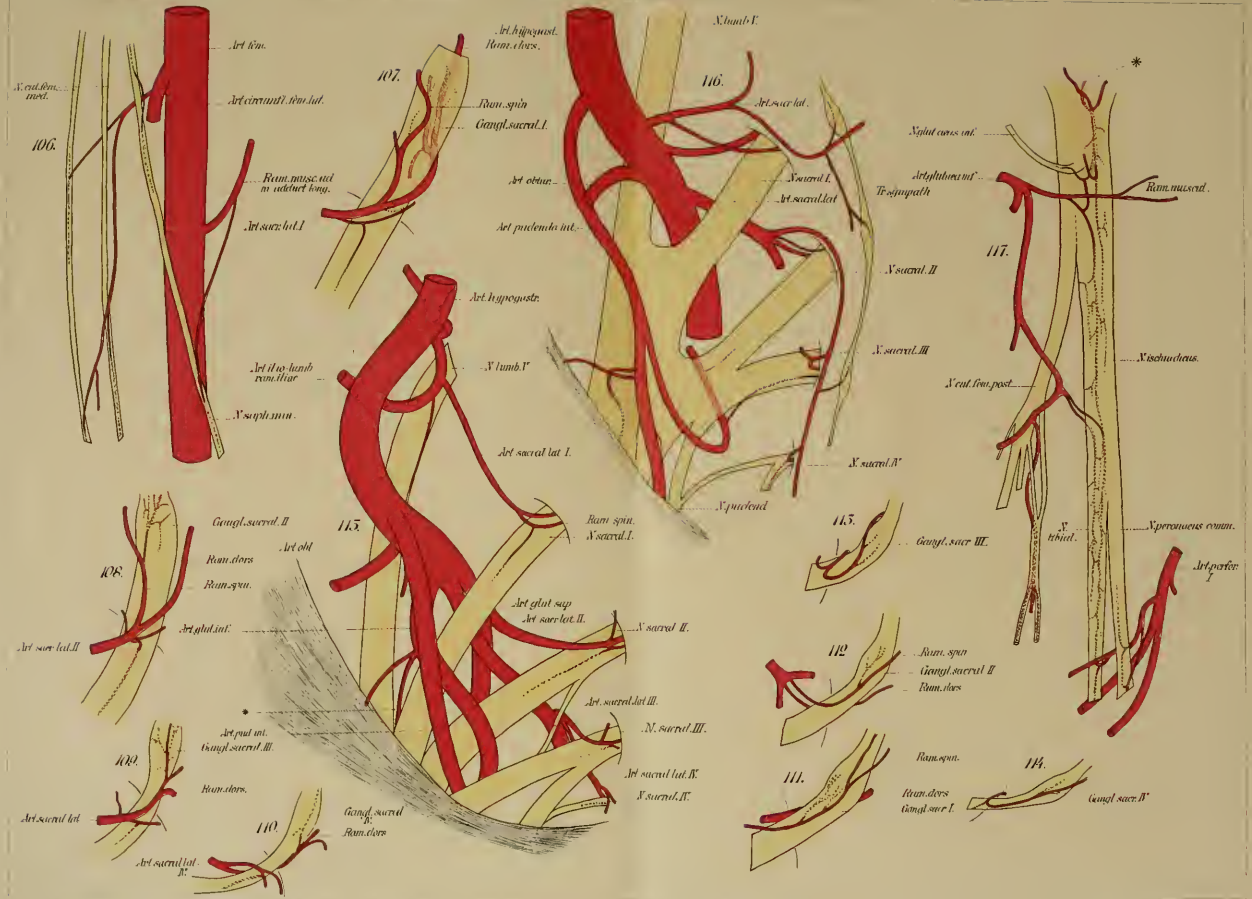

43.
Art. ulnaris
Art. brachial.
N. ulnaris
Ram. musc. art mus. tric.
Art. dig. vol. digiti min.
42.
N. median
N. ulnaris
Art. collat. uln. sup.
Art. recurrens ulnar.
44
N. ulnaris
45.
N. ulnaris
Ram. prof.
46.
N. ulnar.
Art. ulnaris.
Ram. vol. prof.
N. radialis
Ram. superf.
47.
N. radial.
Art. brachialis
Ram. sub. musc. tric.
48
Art. radial. rem. vol. superf.
N. radialis
Art. brachial.
Art. prof. brachii accessor
N. cut. antibrach. dors.
49.
Ram. musc. arteriae brach. ad. musc. tric.
50.
N. radialis
51.
Ganql. ther. I
Art. brachial.
Art. prof. brachii accessor
Ram. spin.
Ram. dors.
Art. intercost. supremae
Ram. spin.
Art. cervic. prof.
Ganql. ther. VII.
52.
Ram. spin.
Ganql. ther. VI.
Art. intercost.
Ram. dorsal.
53.
Ram. spin.
Art. intercost.
Ram. dors.
54.
Art. intercost.
Ram. spin.
Ganql. ther. VIII.
Art. prof. brachii accessor
Ram. dors.
55.
Art. intercost.
Ganql. ther. IX.
Ram. dors.
Ram. spin.
37.
Art. intercost. num. perf.
Ram. cut.
Art. intercost. num. perfor.
N. intercost. num. cut. lat.
Ram. post.
38.
Art. intercost.
Ram.
R. post
N. intercost. num. perfor.
N. intercost. num. cut. lat.
36.
Ganql. ther. X
N. radialis
Ram. dorsal.
Ram.
39.
Art. intercost. num. perfor.
N. intercost. num. cut. lat.
Art. intercost. num. perfor.
60.
Ram. cut.
Art. intercost. num. perf.
N. intercost. num. cut. lat.
Art. intercost. num. perfor.

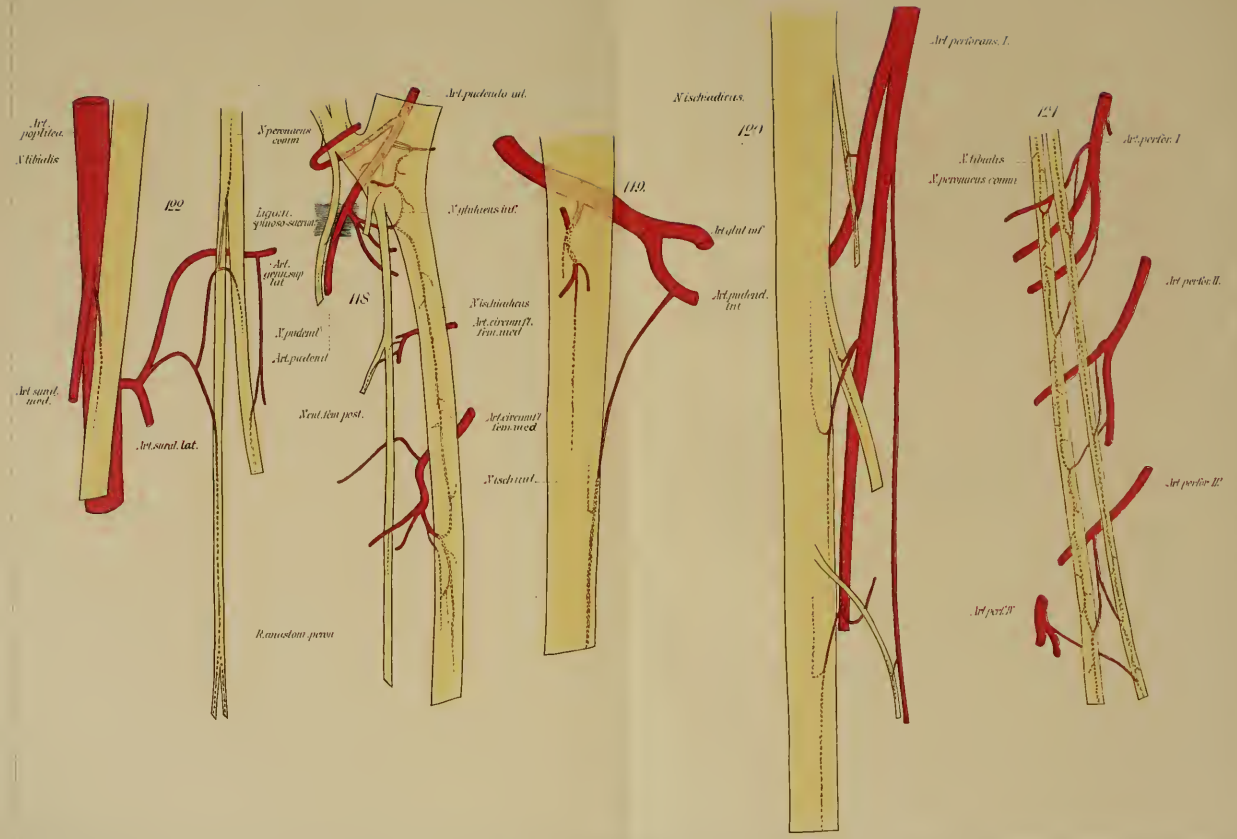


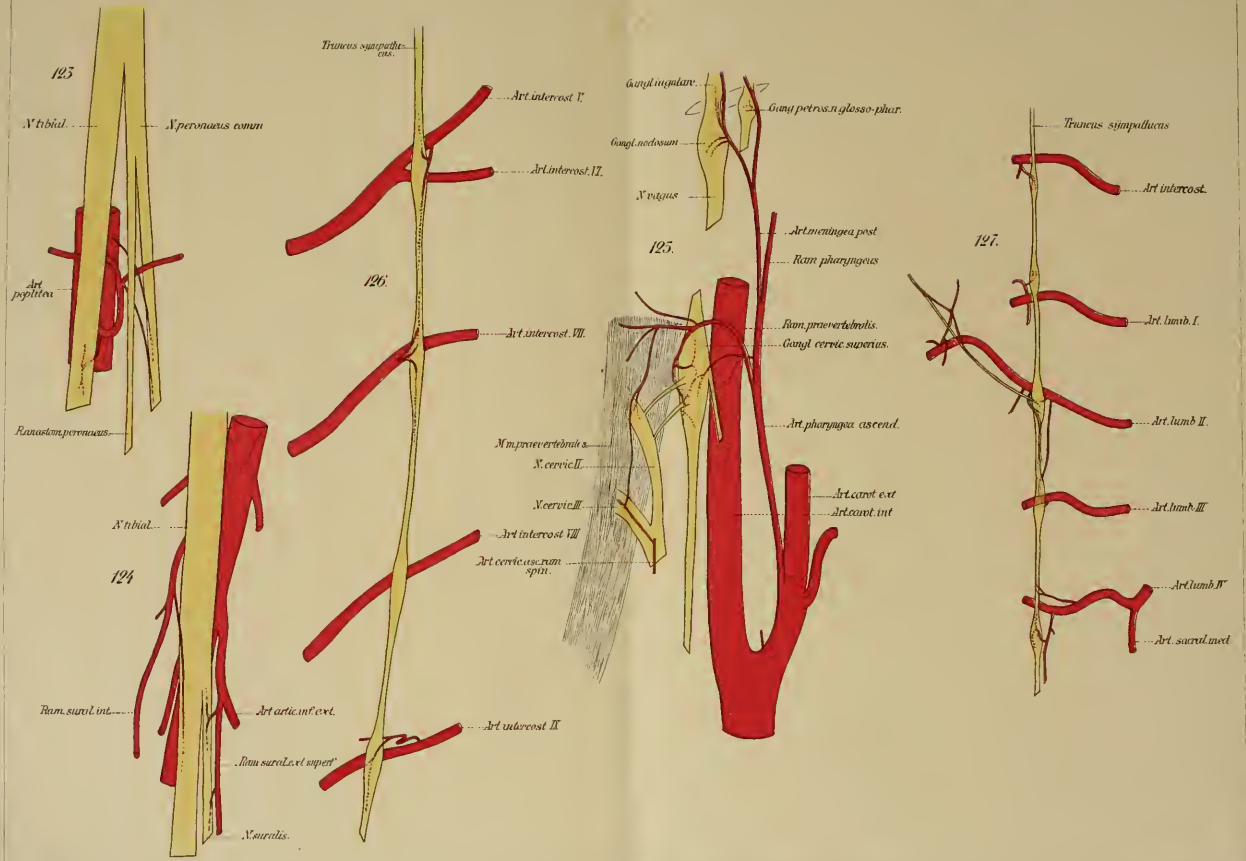
Verlag v. Gustav Fischer Jena
Lith. Anst. v. C. Müller Jena


75.
N. lumb. III.
N. lumb. II
Art. lumb. IV.
N. lumb. IV
N. obtur.
N. femoralis.
77.
N. lumb. III.
N. lumb. IV
N. obtur.
N. femor.
81.
Art. subcost.
N. subcostalis.
Art. lumb. III. ram. iliac.
Art. circumfl. ilium prof.
82.
N. subcostalis.
N. ilio-hypogastr.
83.
N. cut. fem. lat.
N. ilio-inguin.
86.
Art. circumfl. ilium prof.
N. cut. fem. lat.
85.
Art. circumfl. ilium prof.
N. cut. fem. lat.
84.
Art. circumfl. ilium prof.
N. cut. fem. lat.
76.
N. lumb. III.
N. lumb. II
Art. lumb. IV.
N. lumb. IV
N. obtur.
N. femoralis.
78.
N. lumb. III.
Art. lumb. IV
N. lumb. IV.
N. femor.
N. obtur.
79.
N. lumb. III.
N. lumb. IV
Art. lumb. IV.
N. obtur.
N. fem.
80.
Art. lumb. III.
N. lumb. III
Art. circumfl. ilium prof.
Art. lumb. IV
N. lumb. IV
N. obtur.
N. femoral.
87.
N. cut. fem. lat.
Ram. ant. sec. ad M. sartor. ex Art. fem.
N. lumbo-inguin.
89.
N. cut. fem. med.
88.
N. obturat.
Art. obturat. ant.
90.
N. cut. fem. post.


91.
Ram iliacus art iliaca ext
N femor rami musc ad M rast ext et med
M psoas
N ilio-lumb
N femoralis
92
N femoralis.
Ram musc art. femor.
M rast. int
93.
Ram ingum
Art circum flexa femor lat
94.
N femoral
Art iliaca ext.
Art ilio lumb. ram. iliac.
95
N femor
Art iliaca ext
Art circumfl. ilium prof.
Ram. iliacus
96.
Art iliaca ext
Art circumfl ilium prof.
N femor.
Ram. iliacus
97.
Art iliaca ext.
N femor.
Art. iliac ext
Ram. iliacus
98.
Art iliac ext
Art circumfl ilium prof.
N femoralis.
Ram musc ad M sartor
N femor
99.
N femor.
Ram transv.
Art iliac ext
Ram iliac.
Ram. asc.
Art. circumfl. ilium prof
100.
N femoralis.
Ram iliac
Art. circum flexa ilium prof.
101
Ram. iliac.
Art. circumflexa ilium prof.
N femoralis
102.
Ram. iliac.
N femoralis
Art iliaca ext
Art circum flexa ilium prof.
103.
Ram. iliacus.
Art iliaca ext
Art. circumflexa ilium prof.
104
N femor.
Art. fem prof
Art. circumfl fem lat.
105.
N. cut. fem med.
Art. fem
Art. circumfl fem. lat.


106.
Art. fem.
N. cut. fem. med.
Art. circumfl. fem. lat.
Ram. musc. ad m. adduct. long.
Art. sacr. lat. I
N. soph. min.
107.
Art. hypogast.
Ram. dors.
Ram. spin.
Gangl. sacral. I.
Art. obtur.
Art. pudenda int.
116.
N. lumb. V.
Art. sacr. lat.
N. sacral. I.
Art. sacral. lat.
Tr. sympath.
N. sacral. II
N. sacral. III
N. sacral. IV
N. pudend.
117.
N. glut. caus. inf.
Art. glutaea inf.
Ram. muscul.
N. ischiadicus.
N. cut. fem. post.
N. tibial.
N. peroneus comm.
Art. perfor. I
Art. hypogastr.
N. lumb. V.
Art. il. io-lumb. ram. iliac.
Art. sacral. lat. I.
115.
Ram. spin.
N. sacral. I.
Art. glut. sup.
Art. sacr. lat. II.
N. sacral. II.
Art. sacral. lat. III.
N. sacral. III.
Art. sacral. lat. IV.
N. sacral. IV.
108.
Gangl. sacral. II
Ram. dors.
Ram. spin.
Art. glut. inf.
Art. sacr. lat. II
Art. obt.
109.
Art. pud. int.
Gangl. sacral. III.
Ram. dors.
Art. sacral. lat.
110.
Gangl. sacral. IV.
Ram. dors.
Art. sacral. lat. IV.
113.
Gangl. sacr. III.
112.
Ram. spin.
Gangl. sacral. II
Ram. dors.
111.
Ram. spin.
Ram. dors.
Gangl. sacr. I.
114.
Gangl. sacr. IV.


Art. poplitea.
N. tibialis
Art. sural. med.
Art. sural. lat.
122
N. peronaeus comm.
Ligam. spinoso-sacrum
Art. genu. sup. lat.
N. pudend.
Art. pudend.
N. cut. fem. post.
R. anastom. peron.
118
Art. pudenda int.
N. glutaeus inf.
N. ischiadicus
Art. circumf. fem. med.
Art. circumf. fem. med.
N. ischiad.
119.
Art. glut. inf.
Art. pudend. int.
N. ischiadicus.
120
Art. perforans. I.
121
Art. perfor. I
N. tibialis
N. peronaeus comm.
Art. perfor. II.
Art. perfor. III.
Art. perf. IV.


123
N. tibial.
N. peronaeus comm.
Art. poplitea
R. anastom. peronaeus.
124
N. tibial.
Ram. sural. int.
Art. artic. inf. ext.
Ram. sural. ext. superf.
N. suralis.
Truncus sympathicus.
126.
Art. intercost. V.
Art. intercost. VI.
Art. intercost. VII.
Art. intercost. VIII
Art. intercost. IX
Gangl. iugulare.
Gangl. petros. n. glosso-phar.
Gangl. nodosum
N. vagus
125.
Art. meningea post.
Ram. pharyngeus
Ram. praevertebralis.
Gangl. cervic. superius.
Art. pharyngea ascend.
M. m. praevertebralis.
N. cervic. II.
N. cervic. III.
Art. cervic. asc. ram. spin.
Art. carot. ext.
Art. carot. int.
127.
Truncus sympathicus
Art. intercost.
Art. lumb. I.
Art. lumb. II.
Art. lumb. III.
Art. lumb. IV.
Art. sacral. med.

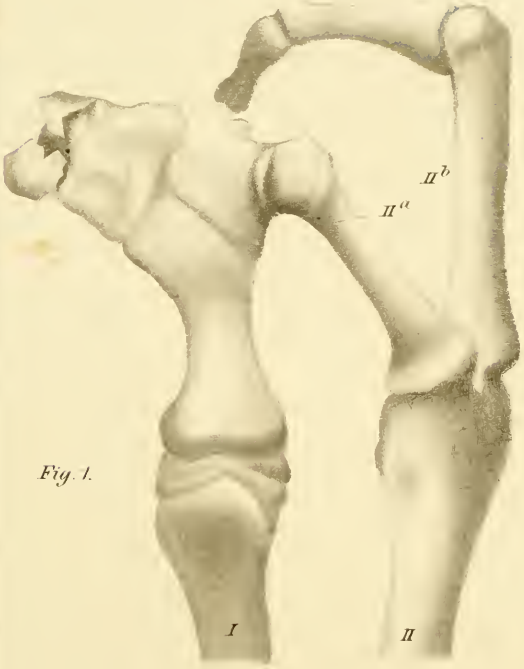


Fig. 1.

Fig. 3.

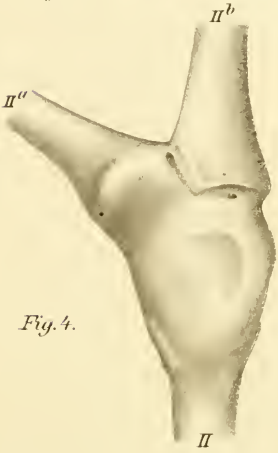


Fig. 4.

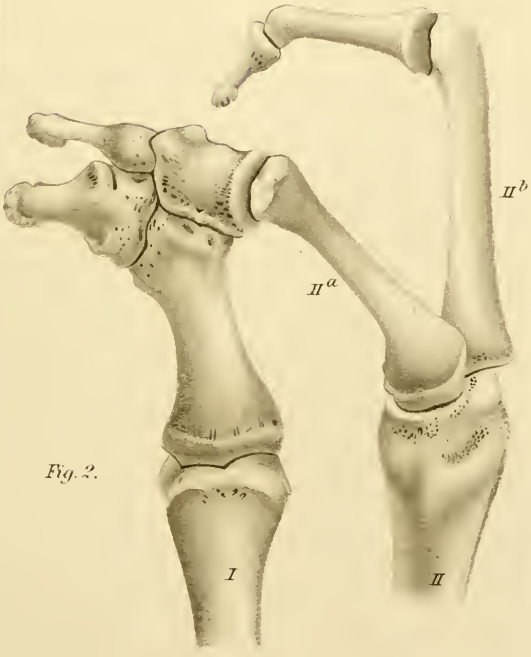


Fig. 2.

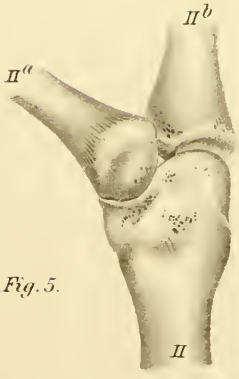


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Der Farbenwechsel

von

Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis

von

Dr. G. Thilenius,
Privatdocent an der Universität Strassburg i. E.

Hierzu Tafel XVII u. XVIII.

Chamaeleo vulgaris gilt von Alters her als Prototyp für den Farbenwechsel, und seine reiche Farbenskala hat seit Aristoteles die Aufmerksamkeit bald des Kuriositätenfreundes, bald des beobachtenden oder theoretisirenden Forschers auf dieses populärste Reptil gelenkt Allein erst die neuste Zeit vermochte Aufklärung über das Phaenomen zu bringen; während in den 40 Jahren vor dem Erscheinen der klassischen Arbeit Brückes[1]) etwa 20 Veröffentlichungen erschienen, beträgt die Zahl der seither bekannt gewordenen nur fünf, und diejenigen der letzteren, welche auf genauen Beobachtungen beruhen, bestätigen nur die Untersuchungen von Brücke.

Es könnte danach fast erscheinen, als wäre vorläufig nichts principiell Neues mehr über den Farbenwechsel des Chamaeleo zu ergründen, es ist dies sogar wahrscheinlich, soweit die anatomische Seite in Frage kommt, seit der Untersuchung von Pouchet[2]) und der unlängst erschienenen Arbeit von Keller[3]), welche eine Darstellung der verschiedenen Formen von Chromatophoren und der optischen Wirkungen giebt: Die anatomischen Grundlagen des Farbenwechsels sind soweit bekannt,

[1]) Brücke, Unters. üb. d. Farbenw. des afrik. Chamaeleons. Denkschr. K. Akad. Wien 1852.

[2]) Pouchet, Des changements de coloration. Journ. de l'anat. et physiolog. T. XII. 1876.

[3]) Keller, Ueber d. Farbenwechsel des Chamaeleons und einiger anderer Reptilien. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 61 1895.

dass die jeder Färbung des Thieres entsprechende Gruppirung von Chromatophoren angegeben werden kann.

Weit weniger verständlich ist bis jetzt die physiologische Seite. Plinius' Ansicht, dass das Chamaeleo die Farbe seiner Umgebung annehme, wurde zur Zeit des Höhepunktes der Anpassungstheorie als Thatsache ausgegeben trotz der vorurtheilsfreien Beobachtungen des Fabricius von Peiresc (vergl. Brücke a. a. O. S. 181), nach welchen nicht die Umgebung, sondern Licht und Schatten den Farbenwechsel beeinflussen. Indessen hat die letztgenannte aus dem 17. Jahrhundert stammende Angabe lediglich eine Bestätigung erfahren, so oft auch die Thiere unter natürlichen Verhältnissen oder im Laboratorium ohne Voreingenommenheit beobachtet wurden. Dass es sich um Licht-, nicht um Temperaturwirkungen handelt, ist von Brücke experimentell erwiesen worden; er kommt zu dem Schlusse, dass Licht Dunkelung der Haut, Schatten Aufhellung veranlasst. Keller vermag dem hinzuzufügen, dass Strahlen verschiedener Wellenlängen in den Farbentönen keinerlei Unterschiede herbeiführten; er konnte ferner in taktilen Erregungen ein Moment finden welches das Erscheinen einer Fleckenzeichnung auslöst.

Wenn nun auch je eine Ursache — abgesehen von künstlichen Mitteln — für das Hell und Dunkel, sowie für das Auftreten einer Zeichnung erkannt wurde, so ist damit nur wenig gewonnen für das Verständniss der einzelnen Farben, abgesehen von ihrer Intensität und lokalen Verbreitung. Es mag dies einer der Gründe sein, durch welche die Zuständigkeit der Anpassungstheorie wenn auch mit Modifikationen gestützt werden könnte, etwa „ex supposita necessitate." Andrerseits führte die Unzulänglichkeit von Licht und Schatten für die Erklärung aller Färbungen dazu, psychischen Momenten grossen Einfluss auf das Farbenkleid zuzugestehen: Krukenberg[1]) ging so weit, dass er die Ursache für „einige dunkele Strichelchen oder Flecke und am Schwanze einige schwarze Ringe" an nachtschlafenden Chamaeleo, die gewöhnlich ganz hell sind, in Traumbildern suchte.

An sich ist es freilich nichts weniger als unwahrscheinlich, dass Gemüthsbewegungen die Hautfärbungen beeinflussen. Auch Brücke erwähnt sie, ohne freilich ihre Wirkungen näher bestimmen zu können; einmal verursachen sie Hellfärbung, ein anderes Mal sieht er die Thiere vor Zorn schwarz werden.

Milne Edwards, Brücke, Pouchet, Keller fanden bei der histologischen Untersuchung der Haut von Chamaeleo die an sich unerwartete Thatsache, dass den einzelnen Grundfarben nicht ebensoviel Pigmente entsprechen; es giebt wohl rothe, weisse, gelbe, braun-

[1]) Krukenberg, Ueber d. Mechanik des Farbenwechsels bei Chamaeleo vulg. Cuv. Vergl. physiol. Studien III. 1880.

schwarze Chromatophoren, aber weder grüne noch blaue oder violette, welch' letztere beiden indessen bei Wirbellosen (Crustaceen, Cephalopoden) bekannt sind. Während die vorhandenen Pigmentarten sich kombiniren und die Intensität einer bestimmten Färbung beeinflussen können, kommt Blau durch Reflexion seitens eines „trüben Mediums" zu Stande, ebenso seine Mischfarben von Grün bis Violett. Ueber die Bedingungen, unter welchen die Farben selbst auftreten oder sich kombiniren, ist nichts Sicheres ermittelt.

Nach Allem scheint es, dass gerade der Reichthum an Farben[1]), welcher immer von Neuem die Beobachter anzog, gleichzeitig die Untersuchung erschwert. Weder die rein histologische Methode, noch die physiologische vermochten allein zu vollständigen Resultaten zu gelangen; vielleicht wird man an die komplicirten Verhältnisse bei Chamaeleo mit mehr Aussicht auf Erfolg herantreten können, wenn man den Weg der Vergleichung einschlägt und nicht nur Wirbellose, Fische und Amphibien heranzieht, sondern auch an Reptilien mit einfachem Farbenwechsel allmählich eine Basis zu gewinnen sucht.

Allein die Vergleichung kann naturgemäss in der Erklärung des Farbenwechsels von Chamaeleo ihren Abschluss nicht finden, sondern wird vor Allem feststellen müssen, ob etwa ein Farbenwechsel stets auf derselben anatomischen Grundlage sich abspielt, und wird für die Untersuchung diejenigen Formen bevorzugen, deren Farbenspiel möglichst nur aus einer physiologischen Ursache entspringt.

Unter den Lacertiliern erscheint *Varanus griseus* als geeignet zur Untersuchung einfachen Farbenwechsels, ihm entsprechen unter den Agamiden *Uromastix acanthinurus* und, wenigstens zum Theil, *Agame inermis*. Chamaeleo gegenüber, bei welchem nicht nur Farbe und Zeichnung veränderlich sind, sondern auch der Wechsel die gesammte Haut mit Ausnahme des „Bauchstreifs" betrifft, zeigen die genannten Formen eine weit beschränktere Veränderlichkeit. Zunächst besitzen sie alle eine Zeichnung, welche zwar durch den Farbenwechsel in ihrer Intensität ab- oder zunehmen kann, in ihren Grundzügen jedoch feststeht und auch erhalten bleibt. Dazu kommt die Scheidung in Bauch- und Rückenseite, von denen nur die Letztere — mit einer unten zu besprechenden Ausnahme — dem Farbenwechsel unterliegt.

Beide Besonderheiten sind am ausgeprägtesten bei *Varanus griseus*; bei Männchen und Weibchen jeden Alters ist die Unterseite von der Kehle bis zum Schwanze weiss, während die Oberseite weiss-gelb und

[1]) Unter den 50—60 Chamaeleo, welche ich längere Zeit in ihrer Heimat gefangen hielt, sah ich selten mehr als zwei nicht etwa gleich, sondern nur ähnlich gefärbte und gezeichnete Exemplare zu gleicher Zeit; die Tiere befanden sich trotzdem in einer grossen als Käfig hergerichteten Kiste stets unter den gleichen äusseren Bedingungen und in der gleichen Umgebung. — Näheres vergl. Herpetologische Notizen aus Süd-Tunis, Zoologische Jahrbücher, Bd. 10 S. 135—153 Abt. f. System.

braun gefärbt ist. Diese beiden Farben sind derart vertheilt, dass auf hellem, gelblichen Grunde eine braune Zeichnung liegt, welche am Kopf und Nacken aus Längs-, am Rumpf und Schwanz aus Querbinden besteht. Die Trennung ist indessen keine strenge, insofern als in den braunen Binden vereinzelte helle gelbliche Schuppen, in der Grundfarbe versprengte braune Schuppen auftreten können, doch wird dadurch der Charakter der Zeichnung nicht im geringsten verändert. Der Farbenwechsel führt nun zu zwei extremen Erscheinungsformen: In dem einen Falle ist die Zeichnung dunkelbraun und gut begrenzt auf dem gelblichen Grunde (Tafel XVII, Fig. 1a), in dem anderen Falle ist sie hellbraun, ihre Kontur verwaschen, und die ganze Rückseite erscheint isabellfarben getönt (Tafel XVII, Figur 1b).

Nach den am Chamaeleo beobachteten Verhältnissen ist nun zu erwarten, dass neben einem weissen, zumal der Bauchseite angehörenden, sich ein gelbliches und ein braunes Pigment in der Cutis vorfinden werden. Wenn man die Epidermis in grösseren Lappen ablöst, so erscheint die erwähnte Zeichnung schwarz auf dem weissen Grunde der Lederhaut. Schnitte zeigen anscheinend, dass die Cutis aus zwei Lagen besteht, einer unteren und einer oberen (Tafel XVII, Fig. 4). Diese Täuschung wird hervorgerufen durch die Lokalisirung des weissen Pigmentes, des bekannten Guaninkalkes, welches im auffallenden Lichte weiss, im durchfallenden bräunlich opak aussieht. Es erfüllt vollständig die Hauptschuppe und den Kranz sie umgebender Nebenschuppen, reicht jedoch nur wenig unter deren gemeinsames basales Niveau; es bleibt daher ein Theil der Cutis frei von weissem Pigment, und da letzteres in seiner Hauptmasse mit einer ziemlich geraden Linie abschliesst, so ist die Pigmentschicht zwischen den Schuppen am niedrigsten, oft sogar nur auf einen schmalen Streifen beschränkt oder unterbrochen. Löst man den Guaninkalk mit verdünnter Salzsäure, so treten die bisher verdeckten derben Bindegewebszüge der Cutis hervor, und zwischen letzteren, zumal nahe der Oberfläche, werden Zellen sichtbar, in welchen die Körnchen des weissen Pigmentes abgelagert waren, doch liegt letzteres auch wohl frei in der Cutis. Die Zellen sind gross mit entsprechendem Kern, nahe der Oberfläche rundlich, in der Tiefe zu verschiedenen Formen verzerrt durch die Bindegewebsbündel, besonders die in der untersten Cutislage bis in die Nähe der Muskulatur hier und da eingelagerten.

Betrachtet man ein Stück Cutis im auffallenden Lichte, so erscheinen auf weissem einheitlichen Grunde die zierlichen von einem Punkte ausgehenden Verästelungen der schwarzen Pigmentzellen (Tafel XVII, Fig. 3). In allen grossen und kleinen Schuppen sind sie vorhanden, fehlen jedoch in den Zwischenräumen und sind ungleichmässig vertheilt. Schnitte zeigen diese Melanophoren in zwei Schichten angeordnet. In der oberflächlichen stehen sie ziemlich dicht neben

einander, in der nahe der basalen Grenze des weissen Pigmentes gelegenen tiefen in weiten, unregelmässigen Zwischenräumen. Entfernt man das letztere durch Säurebehandlung, so treten die sonst nur im auffallenden Lichte deutlichen Melanophoren als einzige pigmentirte Zellen hervor. Ihre Form ist die bekannte an nach Golgi imprägnirte Kleinhirnzellen erinnernde: Von einem rundlichen Zellkörper ziehen radiär gestellte und verästelte Ausläufer zur Oberfläche, welcher sie eine Strecke weit folgen und an der sie frei enden. Die Ausläufer benachbarter Zellen durchkreuzen sich dabei, ohne jedoch in Verbindung mit einander zu treten (Tafel XVII, Fig. 5a). Es bezieht sich dies zunächst auf die oberflächliche Melanophorenschicht, gilt indessen auch für die tiefe, nur dass die Zellen der letzteren nicht die Oberfläche erreichen und weniger reiche Verästelungen zeigen, die zwischen den Bindegewebsbündeln und weissen Pigmentzellen der Cutis liegen. Die Melanophoren selbst unterscheiden sich nicht von denen des Chamaeleo, wie sie Brücke und Keller beschrieben haben.

Die erwähnte Zeichnung der Rückenfläche kommt nun durch zwei Momente zu Stande. In den Schuppen, welche zu den Längs- und Querbinden gehören, stehen die Melanophoren der oberflächlichen Schicht dicht gedrängt, in der tiefen in weiten Zwischenräumen; in den Schuppen dagegen, welche dem unbewaffneten Auge rein weiss erscheinen, fehlt die oberflächliche Schicht bis auf vereinzelte Melanophoren völlig, die tiefe ist unverändert (Tafel XVII, Fig. 4). Letztere kann daher kaum zur Geltung kommen, und die Zeichnung erscheint lediglich abhängig von der oberflächlichen Melanophorenschicht. Verstärkt wird dieser Eindruck noch durch die Vertheilung des weissen Pigmentes: Auch abgesehen von dem Einflusse der Raumverhältnisse ist die weisse Pigmentschicht dünn in den rein schwarzen, um so dichter in den weissen Schuppen.

Die Melanophoren sind es nun ausschliesslich, von denen der Farbenwechsel abhängt. Letzterer vollzieht sich allerdings nicht mit derselben Schnelligkeit wie bei Chamaeleo, auch nicht mit gleichen Kontrasten. Infolgedessen sind auch die bei letzterem vorhandenen Extreme in der Pigmentvertheilung nicht in gleichem Maasse zu finden. Wohl ist mit dem scharfen Hervortreten der Bindenzeichnung ein Zustand verbunden, bei welchem die braun-schwarzen Pigmentkörnchen die Ausläufer der Zelle bis an das äusserste subepidermoidale Ende gleichmässig erfüllen (Tafel XVII, Fig. 5a), doch steht dem keine vollständige Ballung des Pigmentes in dem kugeligen Zelltheil gegenüber. In Hautstückchen von Thieren, welche das obengenannte andere Extrem, die helle Färbung zeigen, sind eine Anzahl von Ausläufern noch mit Pigment erfüllt, jedoch nur eine Strecke weit vom Zellkörper; unmittelbar unter der Epidermis ist kein Pigment zu finden (Tafel XVII, Fig. 5b). Es tritt also keine vollständige Ballung, sondern nur ein

Zurückweichen des Pigmentes aus der Peripherie ein; die Bindenzeichnung wird heller, ihre Grenze unscharf, sie verschwindet aber nicht vollständig.

Ein gelbliches Pigment, welches nach dem gelblichen Ton der Grundfarbe, dem isabellfarbenen und braunen der Bindenzeichnung zu erwarten wäre, ist in der Cutis nicht zu finden. Zum Theil mögen diese Farben auf zufälligen Momenten beruhen. Die Schuppen des Waran ergeben in ihrer Gesammtheit ein sehr komplicirtes Relief, Detritus und vor Allem der staubfeine, röthliche Wüstensand können von demselben festgehalten werden und einen entsprechenden Farbeneindruck hervorrufen. Allein auch unmittelbar nach der Häutung ist derselbe, wenn auch weniger intensiv zu beobachten, muss also im Wesentlichen im Bau der Haut begründet sein. Es ist dies auch der Fall, nur ist die Ursache in der Epidermis, nicht in der Cutis zu suchen. Wie jede Hornschicht, so verleiht auch die des Waran (Stratum corneum + Epitrichialschicht)unter ihr belegenen opaken Flächen einen bestimmten Farbenton, welcher in der Eigenfarbe der Hornsubstanz und in dem Grade ihrer Durchsichtigkeit begründet ist; der Gegensatz des Weiss—Schwarz der Cutis wird abgemildert zu einem hellen und dunklen Braungelb. Zu dieser an sich schwachen Tönung tritt beim Waran noch eine eigne Pigmentirung der Epidermis und der Hornschicht. Abgelöste Lappen der Epidermisgeben genau die Zeichnung wieder, welche die unter ihnen gelegene Cutis aufweist (Tafel XVII, Fig. 2). Während aber letztere die Farben Schwarz und Weiss zeigt, beruht die Grundfarbe der Epidermis auf einem lichten Braungelb, ihre Bindenzeichnung auf einem kräftigen Hellbraun. Im Einzelnen entspricht die Bindenzeichnung der Epidermis so genau der der Cutis, dass das Pigment der ersteren nicht nur auf die dunkelen Schuppen beschränkt ist, sondern auch nur den Schuppen, nicht deren Zwischenräumen entspricht. Lupenvergrösserung zeigt das Epidermispigment besonders reichlich an den höchsten Stellen der dunkelen Schuppen, während es den weissen fast gänzlich fehlt. Mit Hülfe der Immersionssysteme erkennt man eine bestimmte Anordnung des Pigmentes im Flächenbilde der Hornschicht; die einzelnen Körnchen liegen in Perlschnüren, die sich zu engmaschigen Netzen vereinigen. In jeder Masche ist eine verhornte Zelle gelegen, deren Kern sich oft durch Zusatz von Reagentien nachweisen lässt, die, wie Essigsäure, gleichzeitig den Verband der Epitrichialschicht in flache Zellen auflösen. In der Epitrichialschicht selbst ist allerdings das Netzwerk undeutlich und oft unterbrochen, es wird um so vollständiger, je mehr man sich dem Stratum mucosum nähert. In letzterem ist die Matrix des Epidermispigmentes zu finden. Zwischen den rundlichen Zellen dieser Schicht liegt ein Pigmentnetz, welches kaum unterbrochen sich von der Cutisgrenze bis zur Oberfläche erstreckt. Die einzelnen Fäden

des Netzes sind wenig in der Stärke verschieden und bilden fast rechte Winkel mit einander, da die Epidermiszellen, zwischen denen sie verlaufen, ungefähr gleich gross sind. Das Pigment selbst ist weniger dunkel als das der Melanophoren der Cutis und weniger gleichförmig. Es ist schon desshalb nicht zu erwarten, dass das Epidermispigment mit dem Cutispigment in Zusammenhang steht, um so weniger als die letzten Ausläufer der Melanophoren etwa 2—3 mal stärker sind als die Züge des epidermoidalen Netzes. Die Thatsache der Selbstständigkeit des letzteren ergiebt sich daraus, dass starke Vergrösserungen es in einzelne Komplexe auflösen, deren jedem ein rundlicher Zellkörper mit eigenem Kerne angehört. Die Verzweigungen von Pigmentzellen der Epidermis bilden demnach zwischen den Epithelzellen derselben ein unterbrochenes Netzwerk, und beide Zellformen betheiligen sich an der Bildung der Hornschicht über den Schuppen der Bindenzeichnung. Ueber den weissen Schuppen kommen die Pigmentzellen bei ihrer geringen Zahl nicht in Betracht.

Die beiden durch den Farbenwechsel verknüpften Extreme in der Färbung, welche anscheinend auf drei veränderlichen Cutispigmenten beruhen, finden also in Folgendem ihre histologische Grundlage: Die durch weisse und schwarze Pigmentzellen hervorgebrachte Bindenzeichnung der Cutis kombinirt sich mit einer entsprechenden braunen Bindenzeichnung der Epidermis und der Hornschicht; der Gesammteindruck der Hautfärbung ist daher der brauner Binden und Schuppen neben gelblichweissen. Die Erfüllung der Melanophoren mit Pigment bis unter die Epidermis lässt die Binden dunkelbraun und scharf begrenzt erscheinen. Tritt das Pigment der Melanophoren aus den subepidermoidalen Theilen der Cutis zurück, so wird in den Binden das helle Epidermispigment überwiegenden Antheil an dem Farbeneindruck gewinnen, mithin die Zeichnung isabellfarben erscheinen, ihre Grenzen verwaschen, da die unterlagernde Cutiszeichnung nicht mehr in dem vollen Kontrast von Weiss und Schwarz vorhanden ist. An Stelle des letzteren ist ein Grau getreten, die Mischfarbe aus dem unveränderten weissen und dem von der Oberfläche in die Tiefe getretenen schwarzen Pigment.

An die einfachen Verhältnisse bei Varanus griseus schliessen sich die bei *Uromastix acanthinurus* bestehenden an, welche indessen insofern komplicirter erscheinen, als hier den beiden Geschlechtern verschiedene Hautfärbungen und -zeichnungen zukommen, wozu beim Männchen noch Altersverschiedenheiten treten.

Während die Bauchseite des Weibchens stets das opake Weissgrau des Guaninkalkes zeigt, gilt dies nur für jüngere Männchen; bei älteren tritt an Stelle dieser Farbe allmählich ein Schieferschwarz, zunächst an der Kehle in einzelnen Flecken, dann an Intensität und Ausdehnung zunehmend, bis schliesslich die ganze Unterseite mit

Ausnahme einzelner meist seitenständiger Fleckchen die genannte Farbe trägt.

Für alle Altersstufen gilt dagegen die Verschiedenheit der Rückseite bei beiden Geschlechtern, welche jedoch die Oberseite des von einer dicken Hornschicht bekleideten Schwanzes nicht mit betrifft. Es handelt sich im Wesentlichen um Unterschiede der Zeichnungen, welche beim Männchen ein in der Längsrichtung des Körpers verschobenes Netzwerk, beim Weibchen eine nicht zusammenhängende Punktirung darstellen (Tafel XVII, Fig. 6 a, 8 a). Das Netzwerk ist schieferschwarz auf gelblich-weissen, die Punktirung dunkelbraun auf braunem Grunde. An den Seiten geht die Färbung allmälig in die der Unterseite über, wobei die Zeichnung sich verliert; an der Schwanzwurzel hört sie geradlinig auf mit dem Beginn der Dornschuppen.

Die Färbung bleibt nun bei Uromastix so wenig wie bei Varanus stets gleich, sondern unterliegt gleichfalls dem Wechsel. Anscheinend wird beim Männchen vorwiegend die Zeichnung davon betroffen, beim Weibchen die Färbung;, das Netzwerk des ersteren löst sich unzusammenhängende, etwas hellere und schmälerere Linien auf (Tafel XVII, Fig. 6 b), beim Weibchen erhält sich die Punktirung, dagegen ändert sich die braune Grundfarbe durch hellbraun bis zu einem sehr hellen braungrau (Tafel XVII, Fig. 8 b).

Im Gegensatz zum Waran vermag die Betrachtung der Cutisoberfläche im auffallenden Lichte keinen wesentlichen Aufschluss für das Zustandekommen der Pigmentirung zu gewähren. Man sieht weisse und schwarze Schuppen nebeneinander, aber an letzteren ist wenig mehr als die Farbe selbst zu erkennen. Erst Schnitte zeigen in der Cutis Pigment und Pigmentzellen, beide entsprechen den oben für den Waran erwähnten. Indessen unterscheiden sie sich von letzteren durch Anordnung und Form. Die Körner und Schollen von Guaninkalk in rundlichen oder passiv veränderten grosskernigen Zellformen kehren unverändert wieder; verschieden, wenn auch nicht wesentlich, sind die dunkelen verästelten Pigmentzellen. Zunächst sind die von Uromastix acanthinurus erheblich grösser als die des Varanus griseus und die Ausläufer der einzelnen Zelle beanspruchen ein weit grösseres Gebiet (Tafel XVII, Fig. 5 a, b, 11 a, b); hierzu kommen Verschiedenheiten des Pigmentes. Bestand dasselbe bei Varanus aus oft reihenartig angeordneten tiefbraunen Körnchen, so findet sich bei Uromastix neben diesem auch noch einerseits schwarzes, andrerseits hellbraunes Pigment. Allein der Unterschied in der Farbwirkung beruht in weiten Grenzen auf der Dichtigkeit und Zahl der Körnchen in dem gleichen Raume; da auch das chemische Verhalten gegenüber Mineralsäuren und Alkalien bei den dunkelen Chromataphoren der beiden Reptilien das gleiche ist, so mag den schwarzen und dunkelbraunen Chromatophoren des Uromastix die Bezeichnung Melanophoren verbleiben; eine Bezeichnung, welche

von Keller den dunkelen Chromatophoren von Chamaeleo vulgaris gegeben wurde und nur auf dem Verhalten des Pigmentes, nicht dem der Zelle beruht. Für die hellbraun erscheinenden möge zur Unterscheidung die Bezeichnung Xanthophoren gelten, ohne dass hiermit mehr bezeichnet würde als lediglich der Farbeneindruck. Auch die Zellformen von Uromastix und Chamaeleo stimmen bezüglich der Anordnung des Pigmentes, der Lage des Kernes u. s. w. im Wesentlichen überein; ihre Ausläufer gelangen unter spitzwinkeliger Theilung und Abnahme des Kalibers bis unmittelbar unter die Epidermis (Tafel XVII, Fig. 10, 11 b).

Das weisse Pigment in den Leukophoren (Keller) ist vollständig beschränkt auf die Schuppe selbst und erfüllt auch diese nicht ganz; es bleibt an der Unterseite der Schuppe sowohl, wie zwischen je zwei Schuppen ein pigmentfreier Abschnitt. Die Leukophorenschicht selbst ist wiederum am dichtesten unter der Epidermis und wird um so unzusammenhängender, je weiter sie sich von ihr entfernt. Die feineren und feinsten Ausläufer der stets in einfacher Lage vorhandenen Melanophoren liegen somit in der dichten Leukophorenschicht, der Zellkörper in der unterbrochen pigmentirten oder auch zum Theil in der pigmentfreien Cutis. Doch ist darum der Zellkörper nicht unmittelbar zwischen die Bindegewebsbündel eingelagert. Es umgeben ihn vielmehr feine dicht verlaufende und circulär angeordnete Bindegewebsfasern, welche noch auf den Anfangstheil jedes primären Ausläufers zu verfolgen sind; zwischen und auf diesen Circulärfasern liegen Leukophoren dicht neben einander. Es kommt dadurch eine kapselartige Umhüllung mit etwa gleichstarken Wänden zu Stande, welche sich scharf von der weiss pigmentirten oder unpigmentirten Cutis absetzt und zumal im auffallenden Licht deutlich hervortritt (Tafel XVII, Fig. 11 a). Dieser Guaninkorb der Melanophore erinnert in mancher Beziehung an die Hülle der Chromatophoren, wie sie die Cephalopoden besitzen.

Leucophoren, Melanophoren und Xantophoren sind demnach die Pigmentträger, welche seitens der Cutis für Farbe und Farbenwechsel in Frage kommen; ihr quantitatives Verhältniss beeinflusst die Zeichnung.

Am Einfachsten liegen die Verhältnisse beim Männchen: In weissen Schuppen überwiegen bei Weitem die Leukophoren, in schwarzen die Melanophoren. Die wenigen in weissen Schuppen vorhandenen Melanophoren kommen trotz ihrer oberflächlichen Lage und Grösse für das unbewaffnete Auge nicht in Frage oder höchstens dadurch, dass statt des reinen Weiss ein helles Grau wahrgenommen wird. Umgekehrt gelangen die Leukophoren der schwarzen Schuppen nur dort etwas zur Geltung, wo beide Farben nebeneinander liegen, mithin an den Rändern des Netzwerkes. Die Xanthophoren finden sich nur ganz vereinzelt.

Vergleicht man die Melanophoren des Netzes untereinander, so erscheinen sie in zweierlei Formen, die indessen nicht getrennt, sondern

nebeneinander vorkommen. Beiden gemeinsam sind der rundliche (meistens den Kern enthaltende) Zellkörper, sowie die nach der Epidermis verlaufenden Ausläufer. Die eine Form nun zeigt diese peripheren Ausläufer sich mit ziemlicher Regelmässigkeit weiter theilend und nach der epidermoidalen Cutisfläche aufsteigend. Ihr Pigment erscheint körnig, der oben genannte Guaninkorb umhüllt den Zellkörper. Ihnen steht die andere Form gegenüber, deren Ausläufer nicht nur zur Oberfläche hin, sondern auch seitlich in die Cutis verlaufen. Sie haben statt der zierlichen Regelmässigkeit unregelmässige, klumpige Formen, ihr opak erscheinendes Pigment lässt nur hier und da Körnchen unterscheiden, und der Guaninkorb fehlt entweder ganz oder besteht nur aus wenigen, schwach mit Leukophoren besetzten Zügen. Gegenüber den erstgenannten Melanophoren kann daher das ganze Pigment der Letzteren fast ungeschwächt zur optischen Wirkung gelangen, sie bedingen das kräftige Blauschwarz der Zeichnung (Tafel XVII, Fig. 10).

Ein weitergehendes Interesse verbindet sich mit dieser Melanophorenform dadurch, dass dieselben besonders reichlich in den schwarzen Schuppen der Unterseite älterer Männchen zu finden sind. Es nimmt die Haut dieses Abschnittes an dem Farbenwechsel nicht theil, und dies führt zu der Annahme, dass in den genannten Melanophoren invariabele Pigmentzellen vorliegen. Für diese Auffassung kann zu nächst das Verhalten der Bauchhaut des Weibchens geltend gemacht werden. Dieselbe unterliegt gleichfalls nicht dem Farbenwechsel, und das leichte Grau, das sie stellenweise zeigt, beruht vorzugsweise auf vereinzelten Melanophoren der letztgenannten Art. Besonders ins Gewicht fällt indessen, dass in dem Netzwerk der Oberseite des Männchens neben der invariabelen die gewöhnliche Form nachweisbar ist, von denen die erstere sich auch dann erhält, wenn durch den Farbenwechsel das Netzwerk sich in unzusammenhängende Linien aufgelöst hat, während in letzteren eine Concentrirung des Pigmentes sich findet.

Wenn also mit dem Farbenwechsel eine Aufhellung der weisslichen Grundfarbe und eine Trennung und Aufhellung der schwarzen Zeichnung verbunden ist, so erfolgt dieselbe nur durch die Veränderung der variabelen Melanophoren. Letztere besteht wie allgemein nicht in einem Einziehen der Ausläufer, sondern nur in einer centripetalen Bewegung des Pigmentes innerhalb derselben, was schon allein daraus zu folgern ist, dass nicht selten vereinzelte Pigmentkörnchen in der Peripherie der Ausläufer liegen bleiben.

Das erwähnte histologische und physiologische Verhalten der Melanophoren könnte nun als genügend verschieden angesehen werden, um daraufhin eine principielle Unterscheidung zu gründen. Allein ein solcher Versuch kann vorläufig noch nicht hinreichend motivirt werden. Es lässt sich vielmehr die Thatsache anführen, dass der Farben-

wechsel in der geschilderten ausgiebigen Form vorwiegend bei jüngeren Exemplaren auftritt, während er bei älteren meist auf die Aufhellung der Grundfarbe beschränkt bleibt. Ein zahlenmässiger Nachweis über das Verhalten der beiden Formen von Melanophoren ist freilich schwer zu erbringen, ganz abgesehen von seinem relativen Werthe, indessen legt gerade die wahrscheinliche Beeinflussung der Intensität des Farbenwechsels durch das Alter des Männchens die Vermuthung nahe, dass die invariabelen Melanophoren aus variabelen hervorgegangen sein können.

Ein wesentlich anderes Aussehen bietet die Oberfläche der Rückencutis des Weibchens. Die reine Trennung in Schwarz und Weiss wie beim Männchen findet sich nirgends, statt deren ist ein unbestimmtes Grau mit braunen Flecken vorhanden.

Unter der Lupe erst lösst sich das Grau soweit, dass man seine Ursache in Schuppen erkennt, welche schwarze, braune und weisse Töne führen; die tiefbraunen Flecken dagegen beruhen auf rein braun gefärbten Komplexen von 5—6 Schuppen. Schnitte durch die Cutis ergeben das Vorkommen von Leukophoren, Melanophoren und Xanthophoren, von denen die beiden letzteren Formen in Guaninkörben ruhen. Lediglich ihre quantitative Vertheilung bedingt die Farbwirkung; während in den braunen Schuppen der Fleckzeichnung auf Kosten der Melanophoren die Xanthophoren weit überwiegen, treten in den grauen Schuppen die letzteren mehr oder weniger zurück; die Menge der Leukophoren erscheint nicht wesentlich verringert, wenn man von der durch die Raumverhältnisse gebotenen Verminderung absieht. Ganz vereinzelt finden sich in den seltenen schwarzen Schuppen die oben als invariable bezeichneten Melanophoren.

Der Vergleich von Hautstückchen, welche verschiedenen Individuen in extremen Stadien des Farbenwechsels (Tafel XVII, Fig. 8a, b) entnommen waren, lehrt auch hier, dass letztere Erscheinung auf centripetaler Wanderung des Pigmentes innerhalb der Ausläufer beruht (Tafel XVII, Fig. 11a, b). Indessen vollzieht sich diese Bewegung innerhalb der Melanophoren sowohl, als innerhalb der Xantophoren. Je nach dem Ueberwiegen in den einen oder anderen kann nicht nur verschiedene Intensität einer Farbe, sondern auch eine andere Farbmischung aus Schwarz und Braun zu Stande kommen, wie das auch den am lebenden Thiere zu beobachtenden Färbungen entspricht — soweit die Cutis in Frage kommt; der Epidermis fällt gleichfalls eine wesentliche Rolle zu, welche beim Weibchen weit mehr hervortritt als beim Männchen.

Die abgelöste Epidermis lässt zunächst klar erkennen, dass der Cutiszeichnung eine Epidermiszeichnung entspricht, ähnlich wie bei Varanus griseus. Auch bei Uromastix ist die Uebereinstimmung beider eine ins Einzelne gehende. Beim Weibchen besteht eine aus 5—6 Schuppen zusammengesetzte braune Punktirung (Tafel XVII, Fig. 9), beim Männchen

findet sich eine bräunliche Linienzeichnung (Tafel XVII, Fig. 7), beides in fast farbloser Umgebung. Die Epitrichialschicht erweist sich als Verband von verhornten und abgeplatteten Zellen nicht nur unter der Einwirkung von Reagentien, sondern auch auf Grund der Pigmentvertheilung. Schnüre von braunen Pigmentkörnchen umziehen, stellenweise unterbrochen, die Epithelzellen in den der Zeichnung entsprechenden Schuppen; wenn man dieses Pigment in das Stratum mucosum verfolgt, so findet man hier die in drei Ebenen weithin verzweigten braunen Zellen der Epidermis (Tafel XVII, Fig. 12), deren reiche Ausläufer und kleinen Zellkörper beim Verhornungsprocess mit in das Stratum corneum aufgenommen werden.

Diese die Cutiszeichnung wiederholende Epidermiszeichnung beeinflusst natürlich den Farbeneindruck insofern als ein leichter bräunlicher Ton sich überall geltend macht; selbst da wo unpigmentirte Epidermis über einer reinen Leukophorenschicht liegt, wird eine leichte Tönung, der Ausdruck überlagernder Hornsubstanz, erscheinen. Andrerseits müssen die Cutisfarben um so reiner erscheinen, je dünner die pigmentirte und unpigmentirte Epidermis ist. In der That ist die kontrastreichste Färbung kurz nach der Häutung zu finden, wenn die Epidermis noch nicht durch eine nennenswerthe Epitrichialschicht verdickt, mithin heller ist.

Bei Varanus griseus und Uromastix ist also die Epidermis wesentlich betheiligt an dem Zustandekommen der verschiedenen Färbungen, wenn auch nur passiv; sie tritt mehr in den Vordergrund oder zurück, je nach der Pigmentvertheilung in der Cutis, welche ihrerseits in dem unbeweglichen Pigment der Leukophoren einen opaken Lichtschirm besitzt. Die verästelten Chromatophoren stellen das einzige aktive Element dar. Ihre auf Schwarzbraun resp. Hellbraun beschränkten und daher an sich wenige Töne ermöglichenden Eigenfarben werden durch die Pigmentirung der Epidermis soweit kompensirt, dass eine grössere Farbenskala verfügbar wird, welche allerdings hauptsächlich auf verschiedener Intensität der gleichen Farbe und deren Mischfarben beruht. Eine grössere Zahl reiner Farben, damit auch der Mischfarben, kann nur auf dem Wege einer Vermehrung der Pigmente zu Stande kommen, welche in der Epidermis, der Cutis oder den verästelten Chromatophoren neben den bereits bekannten auftreten.

Von diesen drei Möglichkeiten ist eine bei *Agame inermis* verwirklicht, deren Cutis ein weiteres Pigment führt. Insofern repräsentirt sie Varanus und Uromastix gegenüber eine höhere Stufe derselben auf die Zahl der verwendbaren Cutispigmente gegründeten Reihe. Berücksichtigt man dagegen die Pigmentirung der Epidermis, so erscheint Agame inermis eher niedriger stehend, ihr fehlt das Epidermispigment, und die Zeichnung beruht lediglich auf der Cutis. Das Thier nimmt daher eine Mittelstellung ein, es verknüpft einfachere Formen des

einen Typus, wie Varanus und Uromastix, welche eine Epidermiszeichnung führen, mit den komplicirten Formen eines anderen Typus, wohin Chamaeleo mit mehreren Pigmenten der Cutis und der verästelten Chromatophoren, aber ohne solche der Epidermis, zu rechnen ist.

Es ist zunächst wiederum die Rückenseite, welche bei Agame inermis dem Farbenwechsel unterliegt. Für den letzteren kann die Epidermis nicht in Frage kommen, da sie nicht nur eigenes Pigment entbehrt, sondern auch auffallend schwach ist. Ihr Stratum mucosum besteht aus 1—2 Lagen abgeplatteter Zellen; darüber folgt ein dünnes Stratum corneum, dieses wieder bedeckt eine Epitrichialschicht, welche auch ohne Reagentien ihre Zusammensetzung aus Zellen erkennen lässt und ein den einzelnen Zellgrenzen entsprechendes Relief trägt.

Um so reicher ist die Cutis an pigmentirten Zellformen. Leukophoren bilden das stabile Element und sind am zahlreichsten vertreten. Sie erfüllen die Schuppen in Gestalt einer dichten etwa gleichhohen Lage, welche von der Oberfläche bis zur Tiefe und auch an der Unterseite der Schuppe lockerer ist. Die anscheinend kompakte weisse Schicht löst sich an der Basis der Schuppe zu einzelnen Strängen auf, welche einander parallel in der Cutis eine Strecke weit verlaufen (Tafel XVIII, Fig. 16, 19, 20). Getrennt von ihnen findet sich eine zweite dünne Leukophorenschicht dicht über der Muskulatur in der Cutis wie auch bei Varanus (vergl. Tafel XVII, Fig. 4) und zeigt auf Schnitten den Schuppen entsprechende Erhebungen.

In der Leucophorenschicht liegen verästelte Chromatophoren mit verzweigten, zur Oberfläche ziehenden Ausläufern und einem meistens in der weniger dichten weissen Schicht gelagerten rundlichen Zellkörper, den ein schwacher, weder scharf noch regelmässig begrenzter Guaninkorb umgiebt. Nach dem Pigmentinhalt sind diese Chromatophoren Melano- und Xanthophoren, von denen erstere weit überwiegen, und treten, obgleich nirgends ganz fehlend, in bestimmten Komplexen von Schuppen besonders zahlreich und zwar in einfacher Schicht auf (Tafel XVIII, Fig. 15 a, b). Nach dem Vorkommen dieser Chromatophoren wird man ohne Weiteres braune und schwarze Färbungen wechselnder Intensität, sowie das Hervortreten einer jenen Komplexen entsprechenden Zeichnung erwarten dürfen; indessen trifft nur das letztere zu.

Jederseits von der Wirbelsäule treten 2 Reihen bilateral-symmetrischer Flecken von rhombischer Gestalt auf (Tafel XVIII, Fig. 13 b), welche am Nacken und Kopf die Form von Längsbinden annehmen. Sie sind nicht immer wahrnehmbar, sondern ihr Auftreten steht im Zusammenhang mit dem Farbenwechsel, und ihre Farbe hat dann nicht einen den Melano- und Xanthophoren entsprechenden Ton, sondern ist ein tiefes Rostroth. Entfernt man die trübend wirkende Epidermis, so fällt der Farbenton mehr in Gelbroth, und diese Farbe zeigt sich

unter der Lupe begrenzt auf die Spitze und deren nächste Umgebung aller zu dem rothen Fleck gehörenden Schuppen (Tafel XVIII, Fig. 14 b). Das entsprechende im auffallenden und durchfallenden Lichte gelbrothe Pigment scheint dem der Leucophoren nahe zu stehen; es unterliegt wie dieses der schnellen Lösung durch Salzsäure, findet sich gleichfalls in der Form kleiner Körnchen und Schollen und ist in grossen rundlichen oder wenig gelappten Zellen abgelagert, welche im Allgemeinen grösser sind als die benachbarten Leukophoren. Schnitte zeigen diese Pigmentzellen eingelagert in die Oberfläche der Leukophorenschicht doch so, dass sie eine ununterbrochene gelegentlich sogar zweischichtige Lage bilden, ihre Längsaxe steht dabei senkrecht zur Oberfläche der Schuppe. In Uebereinstimmung mit dem Flächenbilde, sieht man sie beschränkt auf die Oberseite der Schuppe und besonders dicht an deren Spitze (Tafel XVIII, Fig. 16).

Aehnlich dem weissen Pigmente der Leukophoren wirkt das gelbrothe als Deckfarbe, und da die Ausläufer der Melanophoren nur bis in die Nähe seiner Schicht gelangen, während nur vereinzelte Xanthophoren in sie eindringen, so werden Pigmentverschiebungen in den verästelten Chromatophoren wesentlich die Intensität der röthlichen Färbung beeinflussen können. Der Umfang der vorkommenden Variationen ist allerdings verhältnissmässig gross, da die Pigmentbewegung bei Agame inermis zu sehr extremen Zuständen führt.

Die bei Varanus und Uromastix vermisste Ballung des Pigmentes der verästelten Chromatophoren in dem rundlichen Zellkörper tritt bei Agame sehr ausgiebig und allgemein ein (Tafel XVIII, Fig. 15 a). In allen Schuppen findet man nur die kugeligen schwarzbraunen Pigmentkörper. Da letztere von Leukophoren umgeben, überdies von einer dichten Lage derselben bedeckt sind, so können sie keinerlei deutliche optische Wirkung ausüben, und das Thier wird in diesem Falle gelblichgrau, stellenweise mit schwachen röthlichen Tönen erscheinen, mithin je nach Umständen eine zufällige Anpassungsfarbe zeigen (Tafel XVIII, Fig. 13 a). Gelangt dagegen das Pigment der den rothen Schuppen angehörenden Melanophoren in die Ausläufer hinein, so wird damit zunächst eine scharfe Begrenzung der einzelnen Flecke erreicht werden, mithin die Zeichnung erscheinen (Tafel XVIII, Fig. 13 b). Ausserdem aber wird die Intensität ihrer Färbung zunehmen; je nachdem, ob alle Ausläufer bis in die äussersten Spitzen (Tafel XVIII, Fig. 15 b) oder nur die Mehrzahl bis etwa zur Hälfte ihrer Länge mit Pigment erfüllt werden, müssen rostbraune bis rostrothe Töne zu Stande kommen. Inwiefern hierbei den gelbrothen Pigmentzellen eine aktive Rolle zufallen könnte, ist schwer zu ermitteln, da das Lösungsmittel des weissen Pigmentes das gelbrothe zwar isolirt, aber gleichzeitig auch zerstört, sogar schneller als jenes. Es ist zwar bei den Exemplaren, welche eine graugelbe Sandfarbe zeigen, nicht nur eine völlige Ballung des Melanophoren-

pigmentes eingetreten, sondern auch der subepidermoidale Streifen gelbrothen Pigmentes ist augenscheinlich dünner und unterbrochen gegenüber dem Verhalten bei deutlich braun gefleckten Exemplaren. Da es sich indessen eben um verschiedene Exemplare handelt, welche die untersuchten Hautstücke lieferten, so ist die Beeinflussung der Menge des rothgelben Pigmentes durch individuelle Variation zu bedenken. Immerhin sind es zwei Punkte, welche es wenigstens wahrscheinlich machen, dass auch eine Bewegung des rothgelben Pigmentes stattfinden kann. Dahin gehört zunächst die Beobachtung, dass ein deutlicher rother Fleck auch zu Stande kommen kann durch eine relativ breite rothgelbe Pigmentlage ohne Mitwirkung der Melanophoren (Tafel XVIII, Fig. 16); ausserdem ist anzuführen, dass die Zellen, welche das fragliche Pigment enthalten, oft eine gelappte Form zeigen, mithin sehr wohl die Möglichkeit der Koncentration und Expansion des Pigmentes bieten, welche sich in dem schwächeren oder stärkeren Hervortreten dieser Schicht äussern müsste.

Das Verhalten der variabelen Chromatophoren bei Agame inermis stimmt also vollkommen überein mit dem bei Varanus und Uramastix beobachteten. Bei allen Dreien bestimmen sie die Begrenzung der Zeichnung; ihre Eigenfarbe kommt indessen nur dort zur Geltung, wo eine wenig pigmentirte Epidermis sie überlagert (Uromastix nach der Häutung), in allen anderen Fällen kombinirt sich dieselbe mit der der pigmentirten Epidermis oder eines überlagernden Cutispigmentes zu einer Mischarbe, deren Intensität dem Grade der Pigmentausbreitung in den verästelten Chromatophoren entspricht.

Damit ist indessen die mit den bisher genannten Mitteln erreichbare Farbenskala noch nicht erschöpft. Weisse und tiefgelbe Pigmentzellen, Melano- und Xanthophoren finden sich auch an der Kehle von Agame inermis, doch kommt hier kein gelbrother Ton, sondern Blaufärbung zu Stande, welche andererseits nie an den Rückenflecken beobachtet wird. Ueberdies ist das Auftreten dieser Farbe auf die Kehle des Männchens beschränkt, welche sonst die bekannte grauweisse Farbe zeigt, ebenso wie die ganze Unterseite des Tieres (Tafel XVIII, Fig. 17). Eine besondere Eigenthümlichkeit der Färbung besteht in dem plötzlichen Erscheinen und Verschwinden der kobaltblauen breiten Längsstreifen auf dem weissen schmale Bänder oder Sternfiguren bildenden Grunde, während im Allgemeinen der Farbenwechsel eine gewisse Zeit beansprucht, so dass die Uebergangstöne und -farben der Beobachtung zugänglich ist.

Hautstücke, welche weissen Kehlen entnommen waren, zeigen nun in der Cutis die mehrfach erwähnte Vertheilung des weissen Pigmentes. Es ist am dichtesten vorhanden nahe der Oberfläche der Schuppe,

nimmt nach der Tiefe zu, sowie an der Unterfläche der Schuppe ab und erscheint in der eigentlichen Cutis in Strängen, welche zwischen den Bindegewebsbündeln verlaufen. In der dichten Leukophorenschicht nahe ihrem Uebergange in die weniger dichte sind verästelte Chromatophoren mit schwarzbraunem resp. hellbraunem Pigmente eingelagert, jedoch ist letzteres auf den von einem schwachen Guaninkorb umgebenen Zellkörper und die Anfangsstücke der Verästelungen beschränkt; sie liegen in einfacher Schicht, sind indessen nicht in allen Schuppen vorhanden (Tafel XVIII, Fig. 19, 21 a).

Ueber den Leukophoren bis zur Epidermis hin findet sich eine deutlich von ersterer abgegrenzte, der Unterseite der Schuppen und ihren Zwischenräumen fehlende Lage eines Pigmentes, welches im durchfallenden Lichte gelb bis gelbbraun, im auffallenden weisslich mit einem nach der Schnittdicke verschiedenen blauen Ton erscheint (Tafel XVIII, Fig. 20, 23). Es ist in feinen Körnchen vorhanden, die grössere schollige Aggregate bilden, und in eigenen Zellen abgelagert. Letztere sind von kubischer Gestalt und liegen in zwei Reihen der Epidermis parallel (Tafel XVIII, Fig. 24). Diese Regelmässigkeit in der Anordnung zusammen mit dem Farbeneindruck verursacht die scharfe Grenze gegen die Leukophorenschicht der Cutis, und man könnte die Zellen zur Epidermis rechnen, widerspräche dem nicht in entscheidender Weise der Umstand, dass aus der Cutis aufsteigende Bindegewebsbündel wenn auch spärlich bis in die Pigmentschicht gelangen und jenseits erst an den gelegentlich leicht granulirten, abgeplatteten Epithelzellen enden.

Vergleicht man mit solchen weissen Hautstücken andere, welche blauen Kehlen entnommen sind, so finden sich die Schichten der Leukophoren und die des gelben Pigmentes wieder. Die Veränderung bezieht sich allein auf die verästelten Chromatophoren. Zunächst fällt an den Ausläufern auf, dass sie in fast geradem Verlaufe zur Oberfläche ziehen und, solange sie in der Leukophorenschicht liegen, keine nennenswerthen Verzweigungen aufweisen (Tafel XVIII, Fig. 24). Im Gegensatze zu dem bisher geschilderten Verhalten gelangen die Ausläufer auch nicht bis an die Grenze der Cutis, wie bei Varanus oder Uromastix, hören auch nicht noch innerhalb der Leukophorenschicht auf, wie in den rothen Rückenflecken der Agamen, sondern enden genau an der Grenze der gelben Pigmentschicht gegen die Leukophoren. Hier erst findet die Verästelung der Melanophoren statt, und zwar so plötzlich und in einem so niedrigen Raume, dass das so entstehende dichte Gewirr einander durchkreuzender Ausläufer auf Schnitten wie eine dunkele zusammenhängende Linie auch noch bei mittleren Vergrösserungen erscheint (Tafel XVIII, Fig. 20, 23). Erst Schiefschnitte lassen die Zusammensetzung dieser „Linie“ erkennen; dasselbe gilt von starken Vergrösserungen, welche weiterhin auch zeigen, dass nur die Melanophoren an der Bildung des

schwarzen Schleiers betheiligt sind, während die vereinzelten Xanthophoren ihre hellbraunen, kaum verzweigten Ausläufer bis an die Epidermis hin senden (Tafel XVIII, Fig. 20, 24).

Das gelbe Pigment und die eigenartige Verästelung der Melanophoren erscheinen demnach als die Faktoren, welche die Blaufärbung ermöglichen. Die Betheiligung des ersteren ist aus optischen Gründen von vornherein wahrscheinlich, nicht so klar ist die Rolle, welche den Melanophoren zufallen soll. Hier vermag die Untersuchung identischer Hautstellen beim Weibchen Aufklärung zu geben. Leukophoren und gelbes Pigment, letzteres in geringerer Menge, sind bei demselben in gleicher Anordnung wie beim Männchen vorhanden, mag man dessen blaue oder weisse Kehlfärbung heranziehen. Anders steht es mit den verästelten Chromatophoren. Man kann davon absehen, dass sie in vielen Schuppen ganz fehlen, in anderen höchstens vereinzelt vorkommen — es könnten ja kleine blaue Fleckchen entstehen, welche ihnen entsprächen, — der wesentliche Unterschied liegt in der Art der Verästelung selbst. Melanophoren aus der Kehlhaut des Weibchens erinnern in dieser Beziehung vollständig an die des Weibchens von Uromastix. Die Ausläufer treten aus einem Zellkörper heraus, den ein dichter Guaninkorb umgiebt, verästeln sich sehr bald und regelmässig weiter, und ihre letzten Enden bilden keinen Schleier, liegen auch nicht unterhalb der gelben Pigmentschicht, sondern treten durch dieselbe hindurch bis an die Epidermis (Tafel XVIII, Fig. 18, 22).

Sucht man daraufhin beim Männchen den anatomischen Befund mit dem optischen Phaenomen in Einklang zu bringen, so scheint die von Keller für die gleiche Erscheinung bei Chamaeleo gegebene Deutung die ungezwungenste. Geht man von dem Koncentrationsstadium der Melanophoren aus, so kann deren optische Wirksamkeit als ausgeschlossen betrachtet werden angesichts ihrer tiefen Lage und dichten Umhüllung mit Leukophoren.

Die Schicht der letzteren sowohl als die des gelben überlagernden Pigmentes sind optisch als „trübe Medien“ aufzufassen, ein Theil des auffallenden Lichtes wird hindurchgelassen, ein anderer, besonders die kurzwelligen blauen Strahlen, reflektirt. Dies gilt für das gelbe Pigment in höherem Maasse, als für das weisse; in gleich dünnen Schnitten erscheint ersteres im auffallenden Lichte bläulich, während letzteres noch rein weiss ist. Allein das gelbe Pigment kommt optisch gegenüber dem weissen nicht als selbstständige Lage in Betracht bei dessen unverhältnissmässig dicker Schicht. Da nun dickere Schichten trüber Medien überhaupt auffallendes Licht diffus reflektiren, soweit es nicht absorbirt wird, so erscheint die Kehlhaut weiss, — solange das Pigment der Melanophoren koncentrirt bleibt. Damit das gelbe Pigment zur Wirkung komme — ein Pig-

ment also, welches vorzugsweise langwellige Strahlen hindurchlässt und dem entsprechend kurzwellige reflektirt — muss das weisse Pigment ausgeschaltet werden. Es geschieht dies durch den dichten schwarzen Schleier, welcher im Expansionsstadium der Melanophoren über den Leukophoren und unter dem gelben Pigmente geschaffen wird. Damit ist ein dunkeler Hintergrund für das „trübe Medium" geschaffen, er absorbirt die durchtretenden langwelligen Strahlen, und nur die kurzwelligen blauen gelangen zur Reflexion. Es ist dieselbe Erscheinung, für welche aus der anorganischen und organischen Welt zahlreiche Beispiele bekannt sind: Das Blau des Himmels, der Iris, der Tätowirungen u. s. w.

Aus der Art, in welcher die Melanophoren zur Wirkung gelangen, ergiebt sich ohne Weiteres, warum die Blaufärbung beim Weibchen fehlt, beim Männchen plötzlich in voller Intensität eintritt. Es muss einmal das weisse Pigment ausgeschaltet, zweitens ein absorbirender zusammenhängender Hintergrund geschaffen werden. Beides vermögen die Melanophoren des Weibchens nicht zu leisten, deren Endverästelungen nicht nur zu weit auseinanderliegen, also ungenügend absorbiren, sondern auch das „trübe Medium" des gelben Pigmentes bis zur Epidermis vielfach durchsetzen und damit unwirksam machen.

Das unvermittelte Erscheinen des Blau dagegen hängt damit zusammen, dass es überhaupt nur durch den vollständigen Schleier ermöglicht ist. Dieser ist indessen erst vorhanden, wenn das Pigment der Melanophoren die Grenze der Leukophoren überschritten hat; zwischen diesem Momente und dem bezüglich des Blau unwirksamen, in welchem das Pigment noch innerhalb der oberflächlichen Leukophoren, sich befindet, liegt ein so kurzer Zeitraum, dass die Färbung plötzlich einzutreten scheint.

Das Interesse, welches sich an den Farbenwechsel knüpft, wie er oben für Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis im Einzelnen besprochen wurde, ist ein zwiefaches.

Auf der einen Seite steht die Frage nach dem anatomischen Substrate, welches dem Farbenwechsel zu Grunde liegt; und hier ergiebt sich, dass bei aller Mannigfaltigkeit von Farben und Farbentönen das aktive Element des Farbenwechsels jene peripher verästelten Chromatophoren der Cutis sind. Stets handelt es sich darum, ob das in ihnen enthaltene Pigment im tiefgelegenen Zellkörper konzentrirt oder in sämmtlichen peripheren Ausläufern bis zu deren Enden hin vertheilt ist. Die Art, in welcher sie optisch hervortreten, ist eine mehr-

fache; bald erscheinen sie mit ihrer Eigenfarbe, bald nur zur Verstärkung anderer Farben, immer jedoch bleibt ihre Funktion wesentlich für das Auftreten dieser oder jener Färbung. Unter den drei genannten Sauriern dürfen die einfachsten Verhältnisse bei *Varanus griseus* vorliegen: Der auf eigenen Pigmentzellen beruhenden Zeichnung der durch eine Horn- und Epitrichialschicht verstärkten Epidermis entspricht eine solche der Cutis, nur dass die Chromatophoren der letzteren die Fähigkeit besitzen ihr Pigment in wechselnde Verteilung zu bringen. Das Pigment der Epidermis ist braun, das der Cutis schwarzbraun, infolge dessen ist die Expansion des letzteren gleichbedeutend mit einer Summirung des braunen Farbeneffektes. Wenn also andere Farben, richtiger Farbentöne, erscheinen, so handelt es sich weniger um Farben-, als vielmehr um Intensitätswechsel; tritt dann mit der höheren Intensität der Farbe auch die Zeichnung klarer hervor, so bedeutet dies nur, dass die an sich weniger scharfe Zeichnung der Epidermis eine Präcisirung erfährt, sobald die auf Schwarz und Weiss beruhende, sehr kontrastreiche Cutiszeichnung sich mit ihr kombinirt (Tafel XVII, Fig. 1—5).

Das Hervortreten der Eigenfarbe der verästelten Chromatophoren dagegen ist am Ausgesprochensten bei *Uromastix acanthinurus* und damit steht die auffallende Grösse dieser Chromatophoren zumal gegenüber Varanus im Einklang: Der um das Gebiet der einzelnen Zelle beschriebene Kegel hat eine relativ ausgedehnte subepidermoidale Basis. Die optische Wirksamkeit scheint vorwiegend an die Verästelungen gebunden, während der Zellkörper mehr als Pigmentreservoir dient, da jedenfalls ein grosser Theil seiner Farbwirkung nicht nur durch die tiefe Lage, sondern vor Allem durch den Einschluss in einen dichten Guaninkorb aufgehoben ist. Als weitere Differenzirung kann auch angesehen werden, dass in den verästelten Chromatophoren zweierlei Pigmente enthalten sind, — in den einen schwarzes bis schwarzbraunes, in den anderen hellbraunes, — die bei aller chemischen Verwandtschaft doch optisch stets verschieden erscheinen. Der letztere Umstand rechtfertigt ihre Unterscheidung in Melanophoren und Xanthophoren. Damit ist die Farbenskala um eine Anzahl von braunen Tönen bereichert. Zunächst freilich kommt in der qualitativen Vertheilung dieser beiden Formen von Chromatophoren der Geschlechtsunterschied zum Ausdruck, während durch die quantitative, ähnlich wie bei Varanus eine Zeichnung gebildet wird, welche in die weisse Grundfarbe des in Leukophoren abgelagerten Guaninkalkes eingetragen ist. Bei der Bildung des schwarzen Netzwerkes des Männchens sind Melanophoren fast ausschliesslich betheiligt, neben denen die sehr vereinzelten Xanthophoren nicht zur Geltung kommen können. Umgekehrt beruht die braune Punktirung des Weib-

chens nur auf der Anhäufung von Xanthophoren. Während aber die Zwischenräume des Netzwerkes weiss erscheinen, also im Wesentlichen frei sind von Melanophoren, ruht die Punktirung auf einem helleren Grunde, den Melanophoren und Xanthophoren gemeinsam neben den Leukophoren bilden.

Zu dieser Pigmentirung der Cutis tritt wiederum eine solche der Epidermis, welche auf eigenen weitverzweigten braunen Pigmentzellen beruht, und der Zeichnung, dem Netzwerk des Männchens und der Punktirung des Weibchens, entspricht. Die Pigmentirung der Epidermis tritt nun beim Männchen gegenüber den darunter gelegenen dichten Melanophoren vollständig zurück, dagegen kombinirt sie sich mit der Punktirung des Weibchens. Ersteres wird schwarz, letzteres braun gezeichnet erscheinen (Tafel XVII, Fig. 6a, 8a).

Tritt nun in den verästelten Chromatophoren eine Koncentration des Pigmentes ein, so wird davon zunächst die Zeichnung beeinflusst, sie wird kleiner und heller werden (Tafel XVII, Fig. 6b), und diese Veränderung beruht auf der nun geringeren Intensität der schwarzen resp. braunen Eigenfarbe der Chromatophoren. Ein wirklicher Farbenwechsel ist beim Männchen ausgeschlossen, da hier die vereinzelten Xanthophoren überhaupt unwirksam bleiben. Ein solcher findet sich erst beim Weibchen und zwar in einfachster Form; es sind zwei Eigenfarben (Melanophoren und Xanthophoren), welche sich zwar kombiniren, aber auch vertreten können, wenn sie in einer annähernd gleichartigen Vertheilung vorhanden sind, wie in der Grundfarbe. In der That sieht man durch Uebergänge verbunden sehr oft entsprechende Färbungen: Bald ist die dunkelbraune Punktirung auf dem gleichfarbenen Grunde kaum wahrnehmbar, bald erscheint sie auf hellgrauem (Melanophoren) oder weisslich-braunem (Xanthophoren), in letzterem Falle durch den Farbengegensatz am deutlichsten (Tafel XVII, Fig 8b).

Es liegt indessen in der Natur der optisch einander so nahe stehenden braunen und schwarzen Pigmente, dass bei ihnen der Gegensatz zwischen hell und dunkel, der Wechsel der Intensität also, überall da im Vordergrunde stehen wird, wo sie die Kosten der Pigmentirung fast allein tragen. Erst durch die Mitwirkung der Epidermis und das Vorkommen einer auf jenen beruhenden Zeichnung kann eine Kontrastwirkung der Grundfarbe hinzukommen. Durch die nun möglichen verschiedenen Kombinationen kann der Eindruck des Farbenwechsels hervorgerufen werden, der sich allerdings immer in braunen und schwarzen Tönen vollziehen wird.

Dieser unmittelbaren Betheiligung verästelter Chromatophoren an der Farbengebung steht die nur mittelbare gegenüber, wie sie sich bei *Agama inermis* findet. Zwar wirken sie mit bei dem Zustandekommen der Zeichnung und sind nur an

den Stellen in wirksamer Zahl vorhanden, welche dieser entsprechen, aber nicht ihre Eigenfarbe, sondern lediglich ihre Funktion steht im Vordergrunde. Dementsprechend finden sich Extreme ihrer Pigmentvertheilung, wie sie bei Varanus und Uromastix vergeblich gesucht werden.

Auch sonst bietet Agame inermis im Vergleich mit den beiden Anderen Neues; der Epidermis fällt keinerlei Einfluss auf die Färbung zu, sie ist vergleichsweise dünn und kann, soweit sie Hornschicht ist, nur leichte Trübungen tiefer gelegener Farben wahrnehmen lassen. Der Schwerpunkt der Färbung liegt ausschliesslich in der Cutis. Die bilateral symmetrischen Rückenflecken verdanken ihre Farbe einem rothgelben leuchtenden Pigmente, das der auch hier vorhandenen Leukophorenschicht aufgelagert und in entsprechenden Schuppen lokalisirt ist. Die vollständige Koncentration des Melanophorenpigmentes lässt dieses Roth eben als eine schwache Tönung der sonst sandfarbenen Rückenseite des Thieres erscheinen (Tafel XVIII, Fig. 13a). Umgekehrt hat die völlige Expansion in den Melanophoren nicht nur scharfe Zeichnung und Kontrastirung, sondern auch eine rostbraune Farbe der Flecken zur Folge. Das Roth des Pigmentes wird beeinflusst durch die Annäherung eines dunkelen Grundes (Tafel XVIII, Fig. 15b). Es ist indessen nicht auszuschliessen, dass auch das gelbrothe Pigment in den gelappten Zellen, welche es enthalten, einer Koncentration und Expansion unterliegen, also direkt die Intensität der Fleckzeichnung bedingen kann.

Das Phaenomen der Blaufärbung, welches an der Kehle des Männchens auftritt, beruht dagegen nicht auf der Anwesenheit eines eigenen Pigmentes, sondern auf der Wirkung eines gelblichen Pigmentes als „trübes Medium“, dessen absorbirende Unterlage die Verästelungen der Melanophoren bilden. Es ist ein dichter schwarzer Schleier (Tafel XVIII, Fig. 20, 23, 24), den letztere über den Leukophoren bilden, während gleiche Zellen unter dem Pigmente der rothen Rückenflecke nicht nur die Leucophorenschicht nicht überschreiten, sondern auch statt eines fast lückenlosen Schleiers nur eine oft unterbrochene Schicht frei und unregelmässig endender Verästelungen bieten, welche letztere nicht die Funktion des ersteren zu leisten vermag (Tafel XVIII, Fig. 18, 22).

Ist damit auch der anatomische Befund bei jedem einzelnen Thiere in Uebereinstimmung gebracht mit dem Farbeneindruck, wie ihn das unbewaffnete Auge am lebenden Thiere wahrnimmt, so bleibt doch noch die Frage nach den äusseren Ursachen zu beantworten, welche die centripetale oder centrifugale Strömung des Pigmentes in den verästelten Chromatophoren auslösen, während es in anderen Pigmentzellen unbeweglich zu bleiben scheint.

Auch diese biologische Frage ist am Sichersten zu beantworten

für *Varanus* und *Uromastix;* beide Thiere bieten den Vortheil, dass nur eine Ursache den, übrigens langsam verlaufenden, „Farbenwechsel" zur Folge hat.

Von beiden Arten hielt ich etwa je hundert mehrere Monate lang in ihrer Heimath gefangen, und zwar in grossen Käfigen; unter ihren Sandboden lag Drahtgeflecht, welches auch die Seitenwände zum grössten Theile bildete; oben waren die Käfige vollständig offen. Ich sah nun, dass Warane, welche in der Sonne gefangen worden waren, allmälig dunkler wurden, wenn sie in den im Schatten stehenden Käfig verbracht wurden; abends, spätestens am anderen Tage hatten sie das oben beschriebene dunkelbraune Farbkleid (Tafel XVII, Fig. 1a). Umgekehrt nahmen dem Käfig entnommene dunkele Exemplare schon nach 1—2 Stunden die helle Färbung an (Tafel XVII, Fig. 1b), wenn ich sie im Hofe der grellen Sommersonne des 33. Breitegrades aussetzte. Daran wurde nichts geändert, wenn durch dichtes Umwickeln des Kopfes mit einheimischen undurchsichtigen Wollstoffen die Augen im Dunkeln blieben. Wurden dagegen einzelne Theile dunkler Thiere in dieser Weise geschützt, so blieben dieselben auch nach langer Besonnung dunkler als die unbedeckten. Andere verfügbare Reizmittel, unter denen allerdings der elektrische Strom fehlte, blieben ohne Wirkung. So erscheint das direkte Sonnenlicht als einzige natürliche Ursache des Farbenwechsels und zwar im Sinne einer Aufhellung: Die Koncentration des Pigmentes in den Melanophoren ist dann als Reizzustand anzusehen. Diese Wirkung des Lichtes auf die Haut des Waran, findet ihre Analogien in den Beobachtungen von Steinach [1]), welcher den direkten Einfluss des Lichtes auf die pigmentirte Irismuskulatur bei Fischen und Amphibien nachwies, sowie in den noch kürzlich im Anschluss an Andere von Flemming [2]) an Salamanderlarven festgestellte aufhellende Wirkung des Lichtes, ferner in den zahlreichen Beobachtungen, welche in das Gebiet des Heliotropismus gehören.

Ein ähnlich kräftige Wirkung seitens der Wärme halte ich bei Waranen nicht für wahrscheinlich, um so weniger, als dunkele Warane bei der im Juli und August nicht eben seltenen Schattentemperatur von 45—50° C. dunkel blieben, dagegen in der früheren Morgensonne hell wurden, noch ehe das in der Nacht auf 15—20° C. gesunkene Thermometer in der Sonne 30° C. erreicht hatte.

Genau das Gleiche gilt für Uromastix. Nachts waren alle Thiere dunkel, auch noch in den Morgenstunden; sobald aber das direkte Sonnenlicht in den Käfig fiel, begannen die Thiere heller zu werden und erreichten das Maximum schon nach 1—1½ Stunden (Tafel XVII, Fig. 6a, b und 8a, b). Der umgekehrte Vorgang fand mit derselben

---

[1]) Verh. d. anat. Ges. V. 1891 S. 270—272.

[2]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. H. 4. S. 690—692.

Regelmässigkeit abends statt. Versuche mit theilweiser Umhüllung führten zu demselben Resultate wie bei Waranen. Auch bei Uromastix erscheint demnach die helle Färbung als Folge direkter Wirkung des Sonnenlichtes auf die Chromatophoren.

Es liegt kein Grund vor zu der Annahme komplicirter Vorgänge, wie sie von Reflexwirkung und der etwas vagen „Anpassung" gefordert werden. Dass natürlich Annäherungen, selbst Uebereinstimmungen in der Färbung der Thiere und ihrer Umgebung gelegentlich beobachtet werden können, ist ohne Weiteres anzunehmen. Allein diese Zufälligkeiten dürfen um so weniger mit dem präjudicirenden Ausdruck „Anpassung" bezeichnet werden, als genau der gleiche Farbenwechsel in durchaus unveränderter Umgebung sich vollziehen kann.

Weit weniger verständlich scheint der Farbenwechsel der *Agame inermis*. Früh morgens, und spät abends, wenn in der grossen, als Käfig hergerichteten Kiste fast Halbdunkel herrschte, sah ich bei allen Exemplaren die braune Fleckenzeichnung in voller Ausdehnung, ebenso bei Thieren, welche längere Zeit in den landesüblichen kleinen Ledersäckchen transportirt waren. Umgekehrt erschienen viele Agamen, welche ich selbst in den Nachmittagsstunden fing sandfarben und dunkelten während des Aufenthaltes in einem undurchsichtigen Behälter. Es würde dies Alles in das Gebiet des Heliotropismus gehören und in der direkten Wirkung des Sonnenlichtes auf die Melanophoren beruhen, mithin mit dem Verhalten von Varanus und Uromastix übereinstimmen.

Indessen fand ich tagsüber unter den spielenden und kletternden Thieren, die sich alle, unter der gleichen Einwirkung der Sonne befanden, nicht immer nur gleichgefärbte Exemplare. Einzelne zeigten hellbraune Flecken, andere leuchtend rostrothe, während die grosse Mehrzahl eine unbestimmte Sandfarbe aufwies. Nur letzteres stimmt mit der Annahme direkter Sonnenwirkung überein, welche oben erläutert wurde. Es liegt daher die Vermuthung nahe, dass die Färbung der Agamen nicht ausschliesslich vom Sonnenlichte abhängig ist; da weiterhin die abweichend gefärbten Exemplare Farben zeigten, welche unter der Voraussetzung ausschliesslicher Lichtwirkung nur im Dunkeln auftreten, so ist ausser dem direkt wirkenden Lichte ein Agens anzunehmen, dessen Reiz mit jenem in ein antagonistisches Verhältniss treten kann. Dass Wärme bei dem gleichen Thiere eine dem Lichte entgegengesetzte Wirkung äusserte, entbehrt zur Zeit der Analogie; Keller hat für Chamaeleo nachgewiesen, das ungewohnte taktile Erregungen der Fuss- und Handfläche eine Zeichnung hervorrufen können, allein die oben genannten Agamen befanden sich durchaus auf gewohntem Boden. Es liessen sich noch andere

äussere Erregungsmöglichkeiten anführen, indessen unter den bestehenden Verhältnissen nur mit sehr geringer Wahrscheinlichkeit.

Auf der anderen Seite stehen die „inneren Gründe", in erster Linie psychische Momente; ihre Unkontrollirbarkeit bedingt freilich ein gerechtfertigtes Misstrauen, und letzteres hat nicht abgenommen seit dem weitgehenden Gebrauche, welchen Krukenberg von psychischen Momenten machte um den Farbenwechsel von Chamaeleo verständlich erscheinen zu lassen.

Dennoch wird diesem Erklärungsversuche näher zu treten sein, wenn man die Blaufärbung an der Kehle des Männchens mit in den Kreis der Betrachtung zieht. Diese Färbung tritt nach früheren Angaben zur Begattungszeit ein und wäre daher als Hochzeitskleid aufzufassen ähnlich dem von Leydig[1]) bei Rana temporaria beschriebenen. Hochzeitskleider pflegen allerdings eine Zeit lang sich konstant zu erhalten, dies ist bei Agame nicht der Fall. Ueberdies liegt die Paarungszeit der Agame im Juni, während ich die Blaufärbung noch im Juli und August sah; zum Mindesten also ist sie nicht ausschliesslich Hochzeitskleid.

Ich hatte häufig Gelegenheit ihren Eintritt zu beobachten, jedesmal unter gleichen Umständen. Mitte Juli brachte ich von einem Ausflug in die Steppe, mehrere Exemplare von Eumeces Schneideri mit, welche ich zu den Agamen setzte, da ich sie nicht gleich unterbringen konnte. Die Ankunft der dreimal grösseren Scinke verursachte grosse Aufregung unter den Agamen, die um so grösser wurde, als auch die neuen Ankömmlinge sich nicht gleich beruhigten, sondern wild in der Kiste herumfuhren. Bei dieser Gelegenheit sah ich an allen Männchen die Blaufärbung auftreten, sobald die Scinke ihnen nahe kamen. Nach einigen Tagen erst hatten die Agamen sich an die Eumeces gewöhnt; nur wenn einer der letzteren gar zu nahe an einer Agame aus dem Sande stiess, wurde die Kehle des Männchens sofort blau, um ebenso schnell wieder abzublassen, wenn der Gegenstand der Ueberraschung erkannt war. Frisch gefangene Männchen pflegten die gleiche Reaktion zu zeigen bei blossem Klopfen an die Kiste oder plötzlichem hastigen Hineingreifen in dieselbe; erst später trat eine gewisse Gewöhnung ein, wenigstens blieb die Blaufärbung aus. Es dürfte nicht leicht sein, eine plausiblere Erklärung hierfür zu finden, als die, dass Schreck die Blaufärbung hervorruft.

Psychische Erregungen vermögen also thatsächlich Farbenwechsel auszulösen, und das Männchen von Agame inermis ist ein Beispiel dafür, dass Farbenwechsel ausschliesslich auf Grund solcher „innerer Ursachen" vor-

[1]) Leydig, Ueb. d. Blau in d. Farbe d. Thiere. Zoolog. Anz. Bd. VIII No. 212. 1895.

kommt. Dass in dem vorliegenden Falle eine so schwer zu übersehende Färbung erscheint, beruht auf dem besonderen oben geschilderten Bau der betreffenden Hautabschnitte, und wenn man sich erinnert, dass die Melanophoren bei dem Vergleiche weisser und blauer identischer Hautstellen sich als die veränderlichen Elemente erwiesen, so folgt daraus, dass sie wesentlich betheiligt sind. Da das Blau auf dem Expansionszustande ihres Pigmentes beruht, so erscheint die psychische Erregung als Antagonist des Lichtes, welches die Koncentration des Pigmentes zunächst freilich an anderen Hautstellen verursacht. Man wird nun annehmen können, dass auch die Kehle des Weibchens in derselben Weise reagirt, nur dass hier aus bestimmten anatomischen Gründen (s. oben S. 531) eine Blaufärbung nicht zu Stande kommen kann, höchstens eine Schwärzung. Es ist indessen auch nicht wahrscheinlich, dass benachbarte Hautstellen nur je einem Reize zugänglich sein sollten; die unter gleichen äusseren Verhältnissen ungleiche Färbung der Agamen (vergl. S. 537) lässt es vielmehr durchaus annehmbar erscheinen, dass auch das Pigment der Melanophoren der Rückenseite durch psychische Erregungen in Bewegung versetzt werden kann, und zwar in centrifugale.

Für die Melanophoren der Agame inermis ergiebt sich daraus, dass Licht und psychische Erregung als Reize in einem antagonistischen Verhältnisse stehen; ersteres ist dabei als direkter, letztere als indirekter, durch Nerven vermittelter Reiz anzusehen.

Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man auf Grund aller bisherigen Untersuchungen die verästelten Chromatophoren der Fische, Amphibien und Reptilien als analoge Gebilde ansieht. Abgesehen von den direkten Beobachtungen, welche ja immerhin irgend eine Fehlerquelle enthalten könnten, ist nun von Steinach[1]) durch Auflegen von Schablonen auf die von allen Nervenverbindungen getrennte Froschhaut die direkte Lichtempfindlichkeit der Melanophoren erwiesen worden. Erkennt man die erwähnte Analogie an, so folgt daraus, dass das Protoplasma der Melanophoren allgemein auf Licht direkt reagirt, und es steht dies in keiner Weise im Widerspruch mit thatsächlich Gesehenem. Dass auch Wärme die Melanophoren beeinflusst, ist durch die neuen Untersuchungen von Fischel[2]) und Flemming[3]) erwiesen, man wird also die gleiche Erscheinung auch bei anderen Thieren als den Salamanderlarven erwarten können. Ob die Wärme freilich ausschliesslich auf das Protoplasma wirkt, scheint nicht sicher entschieden.

---

[1]) Steinach, Ueb. Farbenw. b. niederen Wirbelth. Centralbl. f. Phys. 1891 H. 12.

[2]) Fischel, Ueb. Beeinflussung u. Entwickl. d. Pigments. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

[3]) Flemming, Weitere Bemerk. üb. d. Einfl. v. Licht u. Temperatur auf die Färbg. d. Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.

Diesen äusseren, direkt auf das Protoplasma wirkenden Reizen stehen andere gegenüber, welche indirekt auf reflektorischem Wege eine Pigmentbewegung auslösen. Biedermann[1]) hat gezeigt, dass das Ergrünen und Dunkeln des Laubfrosches davon abhängt, ob seine Haftscheiben an grünen Blättern oder unebenen Gegenständen ruhen; diesem experimentellen Ergebniss entspricht Keller's Beobachtung, dass regelmässig beim Chamaeleo eine schwarze Zeichnung auf hellem Grunde erscheint, wenn man dasselbe zwingt, sich auf dem Erdboden fortzubewegen, statt an dem gewohnten Geäst. Taktile Erregungen vermögen also die Chromatophoren in ganz bestimmter Weise zu beeinflussen.

Hierzu kommt endlich die oben mitgetheilte Beobachtung, dass psychische Erregungen in ausschliesslicher Weise sehr energische Reaktionen der Melanophoren hervorrufen können.

Eine reflektorische Erregbarkeit der Melanophoren ist damit sichergestellt, und es ist für die Sache selbst irrelevant, welches Sinnesorgan den primären Reiz empfängt. Wesentlich dagegen ist die Feststellung, dass Zellen der Cutis direkt unter dem Einflusse des Centralorgans stehen. Dadurch erscheint der Schritt von reflektorischen zu willkürlichen Erregungen der Chromatophoren nicht so ausserordentlich, dass nicht auch letztere im Bereiche der Möglichkeit liegend zu denken wären.

Nach den herrschenden Anschauungen würde dies allerdings einer hohen Stufe der Differenzirung entsprechen und eine so weitgehende Selbstständigkeit einzelner Zellen voraussetzen, wie man sie Wirbelthieren nicht zuzugestehen gewohnt ist. Allein man vergegenwärtige sich das anatomische Substrat, die Haut. Sieht man überhaupt in der Ausbildung morphologisch verschiedener und funktionell specialisirter Gebilde den Ausdruck höherer Differenzirung, so wird unbedenklich die Haut der Reptilien auf eine recht hohe Stufe zu stellen sein im Vergleich zu der der Säugethiere; selbst die Haut der Amphibien und Teleostier wird von manchem Gesichtspunkt aus nicht eben ganz so primitiv erscheinen, als sie müsste, wenn die Verallgemeinerung der Primitivität eines Organsystems oder nur einzelner Theile eines solchen auf das ganze Thier mehr wäre als Hypothese. Dass ein Thier mit primitivem Skelet nothwendig auch eine primitive Haut habe, ist noch nicht ausgemacht, es scheint vielmehr, als ob eine derartige Korrelation der Organe, nicht vorhanden ist. Daraus würde folgen, dass die vom Einfachen zum Komplicirten führenden Reihen der Phylogenie nicht für Thierformen, sondern für Organformen aufzustellen sind und die

[1]) Biedermann, Ueb. d. Farbenw. d. Frösche: Pflüger's Archiv Bd. 51. 1892.

Reihen der letzteren zwar neben einander, aber in weiten Grenzen unabhängig von einander verlaufen.

Für die vorliegende Frage des Farbenwechsels ist daraus zu schliessen, dass dessen höchste Ausbildung durchaus nicht an ein „hochstehendes“ Thier geknüpft sein muss, ebensowenig wie seine einfachste Form von vornherein bei einem „tiefstehenden“ zu erwarten ist. Das gilt zunächst von der anatomischen Grundlage des Phänomens, nicht minder aber auch von seiner Physiologie; es ist nicht nur die Frage, ob Farbenwechsel im weitesten Sinne nur unter dem Bilde der Pigmentbewegung in specialisirten Zellen verläuft, sondern auch, ob thatsächlich im reflektorischen Farbenwechsel die höchste in der Thierwelt erreichte Stufe bekannt ist.

Zunächst freilich werden überall, wo es sich um Farbenwechsel handelt, für seine Auslösung die vier oben genannten natürlichen Momente in Frage kommen, ohne dass andere a priori auszuschliessen wären. Vielleicht wird aus graduellen Verschiedenheiten und antagonistischen Gruppirungen sich später die Möglichkeit ergeben, die Einzelbeobachtungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zu vereinigen. Die Erkenntniss der kausalen Momente wird dann dazu führen können, den oft als Lückenbüsser dienenden etwas vagen Ausdruck der Anpassung weiter aufzulösen, wie es bereits begonnen ist durch den Nachweis, dass als einfaches Resultat direkten Lichtreizes sich darstellt, was auf indirektem, komplicirterem Wege entstanden gedacht werden musste, so lange man es als Anpassung auffasste.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII—XVIII.

Varanus griseus. Text S. 518—521, 532—533, 535.

Fig. 1. Stücke der Rückenhaut nahe dem Uebergang in die Bauchhaut, a) von einem beschatteten, b) von einem besonnten Exemplare ($\frac{1}{1}$).

Fig. 2. Abgelöste Epidermis von der Oberseite der Schwanzwurzel; Pigmentirung als Zeichnung. Flächenbild in durchfallendem Licht ($\frac{8}{1}$).

Fig. 3. 2 Cutisschuppen der Rückenhaut nach Entfernung der Epidermis; Vertheilung des Melanophoren und ihrer Gebiete. Flächenbild ($\frac{16}{1}$).

Fig. 4. Schnitt durch eine Schuppe der Rückenhaut (Theil). Vertheilung des Leukopigmentes. Auffallendes Licht ($\frac{68}{1}$).

Fig. 5. Schnitte durch Rückenschuppen (Theile). Leukopigment durch HCl entfernt; Verzweigung der Melanophoren, Pigmentvertheilung in denselben im Schatten (Expansion): a) und in der Sonne (Koncentration): b) ($\frac{68}{1}$).

Uromastix acanthinurus. Text S. 521—526, 533—534, 536.

Fig. 6. Stücke der Rückenhaut vom Männchen, a) von einem beschatteten, b) von einem besonnten Exemplare (($\frac{1}{1}$).

Fig. 7. Stück der abgelösten Epidermis vom Rücken des Männchens. Durchfallendes Licht ($\frac{8}{1}$).

Fig. 8. Stücke der Rückenhaut vom Weibchen, a) von einem beschatteten, b) von einem besonnten Exemplare ($\frac{1}{1}$).

Fig. 9. Stück der abgelösten Epidermis vom Rücken des Weibchens. Durchfallendes Licht ($\frac{8}{1}$)

Fig. 10. Schnitt durch eine Rückenschuppe des Männchens; Leukopigment durch HCl entfernt; invariabele Melanophore ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 11. Schnitte durch Schuppen der Rückenhaut vom Weibchen; a) von einem besonnten Exemplare; Vertheilung des Leukopigmentes, Guaninkorb, Koncentration des Pigmentes in der braunen Chromatophore. Auffallendes Licht ($\frac{6}{1}^{8}$). — b) Expansion des Pigmentes im Schatten, Leukopigment durch HCl gelöst; durchfallendes Licht ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 12. Schiefschnitt durch das Stratum mucosum der Epidermis, Rückenhaut. Theil einer verzweigten Pigmentzelle der Epidermis ($\frac{8}{1}^{0}$).

Agame inermis. Text S. 526—532, 534—535, 537—538.

Fig. 13. Stücke der Rückenhaut von der Medianlinie; a) von einem lange besonnten, b) von einem beschatteten Exemplare ($\frac{1}{1}$).

Fig. 14. Stück der Cutis des Rückens; Vertheilung des rothgelben Pigmentes auf dem rothen Fleck angehörenden Schuppen ($\frac{8}{1}$).

Fig. 15. Querschnitte durch Rückenschuppen: a) von einem besonnten (Koncentration des Pigmentes), b) von einem beschatteten (Expansion des Pigmentes) Exemplare; Leukopigment durch H Cl gelöst ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 16. Längsschnitt durch eine rothe Rückenschuppe. Vertheilung des rothen und weissen Pigmentes, in letzterem Melanophoren mit koncentrirtem Pigment. Auffallendes Licht ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 17. Kehlhaut des Männchens; oben in der Ruhe, unten in der Erregung (Blaufärbung) ($\frac{1}{1}$).

Fig. 18. Kehlhaut des Weibchens.

Fig. 19. Schnitt durch Schuppen von der Kehlhaut des Männchens. Vertheilung des Leukopigmentes. Auffallendes Licht ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 20. Schnitt durch Schuppen von der Kehlhaut des Männchens. Erregung. Vertheilung der Pigmente. Schleier der Melanophoren ausläufer. Auffallendes Licht ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 21. Schnitte durch Schuppen von der Kehlhaut des Männchens a) Ruhe, Koncentration des Pigmentes, b) Erregung, Schleier der Melanophorenausläufer (Schiefschnitt). Leukopigment durch H Cl gelöst ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 22. Schnitt durch die Kehlhaut des Weibchens. Vereinzelte Melanophore, Expansion des Pigmentes. Leukopigment durch H Cl gelöst ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 23. Schnitt durch die Kehlhaut des Männchens. Erregung. Schleier der Melanophorenausläufer; gelbes Pigment. Durchfallendes Licht (vergl. Fig. 20) ($\frac{6}{1}^{8}$).

Fig. 24. Detail zu Fig. 23. Nur Melanophoren betheiligen sich an dem absorbirenden Schleier, die Xanthophoren gelangen bis zur Epidermis. Durchfallendes Licht ($\frac{8}{1}^{0}_{0}$).

Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische.

Von

Emil Friedmann,
approb. Zahnarzt.
(Aus dem kgl. anatomischen Institute zu München.)

Mit 16 Abbildungen im Texte.

Es ist auffallend, dass die grosse Fischfauna in Bezug auf die Entwicklung der Zähne an einer ununterbrochenen Serie von Embryonen noch sehr wenig untersucht wurde.

Röse war der einzige neben Carlsson, der die Salmoniden in dieser Art und Weise studirte. Mit grosser Freude ging ich deshalb auf den liebenswürdigen Vorschlag des Herrn Privatdozenten Dr. Röse ein, eine vollständige embryonale Entwicklungsreihe von Esox lucius L. und Cyprinus Carpio L., sowie erwachsene Thiere dieser beiden Fischarten in Hinblick auf die Zahnentwicklung zu untersuchen.

An dieser Stelle ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Professor Dr. von Kupffer geziemenden Dank zum Ausdrucke zu bringen für die dargebotene Gelegenheit, in dem histologischen Laboratorium der anatomischen Anstalt zu München das vorliegende Thema zu bearbeiten; desgleichen ganz besonders Herrn Dr. Röse für die gütige Angabe des Themas, sowie die vielfachen wissenschaftlichen und technischen Unterweisungen, wofür ich auch Herrn Prosector Dr. A. Böhm und Herrn Dr. Neumayer, Assistenten des histologisch-embryologischen Institutes, grossen Dank schulde.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Röse stand mir eine grössere Anzahl von erwachsenen Gadiden, Gadus morrhua sowohl als Gadus aeglefinus, zur Verfügung; die Zähne der betreffenden Thiere wurden ebenfalls einiger histologischen Details halber bearbeitet.

Ferner verdanke ich Herrn Dr. Röse einen Kiefer von Hexanchus, der vergleichshalber untersucht wurde.

Geschichtlicher Ueberblick.

Untersuchungen über den Bau der Fischzähne waren schon sehr frühzeitig ein Lieblingsthema verschiedener Autoren, wenngleich die embryonale Entwicklung hiebei nicht stets die verdiente Berücksichtigung fand. Besonders weist jedoch die Literatur unseres Jahrhunderts eine grosse Anzahl von Arbeiten auf diesem Gebiete auf, unternommen von Männern, deren Namen mit der Geschichte der Wissenschaft aufs engste verknüpft sind. Von früheren Autoren nenne ich Namen wie Owen, Retzius, J. Müller, Pander, O. Hertwig, Heincke, Tomes etc.

In neuerer Zeit hat man die Zähne der Fische gegenüber denen der höheren Vertebraten etwas vernachlässigt. Erst im Jahre 1894 erschienen fast gleichzeitig zwei Aufsätze von Röse und Carlsson, die das Interesse wieder auf die Zahnentwicklung der Fische lenkten.

Die Arbeiten von Owen, Agassiz und Pander beschränkten sich ausschliesslich auf Trockenschliffe. Diese Forscher richteten ihr Hauptaugenmerk auf die histologischen Details der harten Zahngewebe von erwachsenen Thieren. Trotzdem sie mit sehr mangelhaften Hülfsmitteln arbeiteten, erreichten sie doch Resultate, die auch für die heutige Wissenschaft noch maassgebend sind.

Die übrigen Autoren, die ich oben anführte, bearbeiteten nicht nur die Hartsubstanzen, sondern auch die Weichtheile der Zähne erwachsener Thiere einerseits und der Embryonen anderseits. Ihre Untersuchungen waren dann auch für die Histologie und ganz besonders für Embryologie von grösster Bedeutung. Um nun ein möglichst genaues Bild der Ergebnisse der Zahnforschung bei Fischen früherer Zeit bis zum heutigen Tage zu geben, werde ich in kurzen Auszügen die diesbezüglichen Arbeiten, die bisher erschienen sind, citiren, soweit sie mir zugänglich waren.

Leeuwenhoek 1678 war wohl der erste, der die Zähne histologisch untersuchte. Er beschrieb dieselben als hohle Gebilde, welche aus unverzweigten, von der Pulpa bis zur Peripherie verlaufenden Fasern beständen. Die Entwicklung der Zähne führt er zurück auf die Ausschwitzung eines Keimes, und zwar soll der Keim schichtenweis abgelagert werden.

F. und S. Cuvier 1805 huldigten in Bezug auf Entwicklung der Zähne den Ansichten Leeuwenhoek's; dagegen hatten sie schon Kenntniss vom röhrigen Bau des Dentins verschiedener Fischzähne. Sie haben jedoch die Röhren, sie nannten sie Fibern, als ungetheilt und parallel von der Cavitas pulpae bis zum Ende des Zahnknochens verlaufend betrachtet. Sie führten auch einige termini technici über Form und Be-

festigung der Zähne in die damalige Wissenschaft ein. So bezeichneten sie die kleinen Zähne, die man nur durch Tasten wahrnehmen kann, als Dentes villiformes, so z. B. die Zähnchen auf der Zunge des Hechtes; längere Zähne, die die Stelle, welche sie besetzen, einem Reibeisen ähnlich machen, nannten sie Dentes raduliformes und endlich lange und elastische Zähne Dentes setiformes.

L. Jurine 1821 war der Ansicht, dass die Cyprinoiden in Folge ihres eigenthümlichen Baues der Schlundknochen und der Zähne Wiederkäuer wären.

G. Born 1827 untersuchte verschiedene Fischzähne histologisch und kam zu ganz neuen Resultaten. Er theilte die Fischzähne folgendermaassen ein:

I. Zähne, die nur aus Horngewebe bestehen:

A) solche, die bloss als höhere Entwicklung des die Mundhöhle auskleidenden Epithels anzusehen sind. (Hornzähne der Cyclostomen.)

B) solche, welche sich schon analog den Zähnen höherer Thiere in Säckchen ausbilden. (Zähne von Chaetodon und Pimelodes.)

Born bezeichnet den Schmelz als homogene Hornmasse.

II. Ueberlegte Zähne d. h. aus 2 verschiedenen über einander liegenden Substanzen bestehend:

A) solche, die aus Fasersubstanz bestehen und mit Schmelz überlegt sind. Die Keimsubstanz setzt sich in den einzelnen hohlen Fasern fort.

B) solche, die im Innern eine von Knochensubstanz umgebene Keimhöhle haben und, soweit sie aus dem Zahnfleische hervorragen, von Schmelz bedeckt sind. Dieser ist im vollkommenen Zustande milchweiss, durchscheinend, glänzend und äusserst hart; bei einigen Fischen auch gelbbraun, hornartig und weniger fest. Die Pflasterzähne von Sparus, die Zähne des Hechtes und der Haie, die hieher gehören, zeigen den Schmelz am mächtigsten ausgebildet.

Befestigt sind die Zähne nach Born:

I. im Zahnfleische

II. in Alveolen eingekeilt,

III. durch Epiphysen auf dem Knochen

IV. an der Wurzel mit dem Knochen verschmolzen.

Die Fischzähne entwickeln sich nach ihm alle in Säckchen, mit Ausnahme der Cyclostomen und Gymnodonten. Ein solches Säckchen soll aus 2 Häutchen bestehen und unten mit dem Zahnfleische zusammenhängen.

Etliche Jahre später wurden jedoch mit verbesserten Methoden von berühmten Forschern die Zähne, besonders auch diejenigen niederer Wirbelthiere einer eingehenden histologischen Untersuchung unterworfen. Man fand, dass das Dentin nicht eine Fasersubstanz sei, sondern dass dasselbe von röhrenförmigen Fasern, die sich verästeln,

durchzogen wird. Ferner fand man bei den meisten niederen Wirbelthieren Schmelz und ein denselben erzeugendes Organ, das Schmelzorgan.

Die Bildung des Dentins, das man sich bisher als eine Abscheidung der Papille dachte, wurde jetzt als eine allmähliche von aussen nach innen fortschreitende Verkalkung beschrieben.

Owen (1845) spricht den meisten Fischzähnen den Schmelz ab und deshalb nach der Ansicht jener Zeit natürlich auch die Entwicklung im Zahnsäckchen. Er macht nur eine Ausnahme. So beschreibt er bei Hecht und Karpfen ein geschlossenes Zahnsäckchen; er denkt sich das geschlossene Zahnsäckchen sei so zustande gekommen, dass die Papille von der Membran, aus der sie entsteht, umwachsen wird. Dieses Zahnsäckchen soll nun nach seiner Beschreibung bei Esox und Cyprinus frei in der Mucosa liegen.

Im Dentin beschreibt Owen 2 Arten von Kanälen: 1. grössere Kanäle, die Blutgefässe beherbergen;

2. kleinere, die aus ersteren entspringen, die eigentlichen Zahnbeinröhrchen.

Ferner unterscheidet Owen 3 Arten von Zahnbein, die meist bei einem Fischzahne anzutreffen seien: Vascular Dentin oder Vasodentin nennt er den inneren Theil des Zahnbeins, welcher die grösseren und kleineren Kanäle beherbergt. Als zweite Schicht liegt auf demselben das sogenannte einfache Dentin, welches nur Zahnröhrchen enthält, die meistens parallel nach der Peripherie zulaufen. Die letzte oberflächlichste Schicht ist das Vitrodentin. Hier finden sich äusserst feine Kanäle nahe bei einander, die ganz parallel verlaufen. Das Vitrodentin bildet einen sehr harten, durchscheinenden, schmelzartigen Ueberzug.

A. Retzius (1837) untersuchte embryologisch und histologisch verschiedene Fischzähne; er beschreibt folgende Resultate: Die Zahnknochen von Sparus Rondeletii und Balistes Vetula gleichen in ihrem inneren Bau am meisten denen der Säugethiere und der Amphibien. Der Zahnknochen wäre hier weiss und hart wie Elfenbein und zeige unter dem Miskroskope schöne, regelmässige, freie und parallele Stammröhren. Bei Esox lucius konnte er keine Schmelzbedeckung finden. Den Zahnknochen des Hechtes theilt er ein in einen inneren mit grossen Röhren versehenen Kern und einen äusseren dünneren Theil, welch' letzterer die Bedeckung des ersteren bildet und mit feinen parallelen Röhren versehen ist. Das äusserste Stratum von Zahnknochensubstanz giebt den Durchschnitten des Hechtzahnes ein eigenes hübsches Ansehen und ähnelt bei schwacher Vergrösserung einer Schmelzschicht. Auch die Härte der äussersten Oberfläche liess ihn vermuthen, dass Schmelz vorhanden wäre; doch konnte er ihn mikroskopisch nicht nachweisen.

Die Zähne des Cyprinus Idus besitzen nach seiner Beschreibung eine grosse Cavitas pulpae, welche sich zum Theil auch noch in den unterliegenden Knochen weiter fortsetzt. Schmelz konnte er hier ebenfalls nicht nachweisen.

Fr. Leydig (1867) vermisste bei den Zähnen der Fische und Amphibien das Schmelzorgan und den daraus sich entwickelnden Schmelz. Er kommt zu dem Schlusse, dass die Zähne niederer Wirbelthiere nichts anderes wären, als verkalkte freistehende Papillen. In seiner Arbeit: „Ueber die Molche der würtenbergischen Fauna" vertritt er über die Entstehung der Zähne niederer Wirbelthiere die Ansicht: Hier entstünden die Zähne am Grunde des Schleimhautepithels im Innern eines Konglomerates von Epithelzellen. In der Mitte dieses Zellhaufens weichen die Zellen zu einer Spalte auseinander. Die Zellen, welche die Wand dieser Spalte bilden, scheiden eine erhärtende Zahnmasse ab, die den Grund zum späteren Zahne legt. Der Zahn besteht nach seiner Meinung nur aus epithelialen Elementen; er ist also ausschliesslich ein Produkt des Epithels.

Eine ähnliche Ansicht vertritt viel später auch Klaatsch 1894.

Kölliker (1859) spricht den Fischzähnen ebenfalls den Schmelz ab und deutet die periphere Schicht des Zahnes als verdichtetes Dentin, in welchem die Dentinröhrchen entweder ganz fehlen oder nur rudimentär vorhanden seien.

O. Hertwig (1874) beschreibt bei den Selachierzähnen Schmelz, der von zahlreichen feinen Röhrchen durchzogen wird. Diese sind sowohl an Schliffen als dunkle mit Luft erfüllte Kanälchen, als auch mit gleicher Deutlichkeit an Schnitten durch entkalkte Zähne als feinste Röhrchen mit einer besonderen festeren Wandung wahrzunehmen. Sie sind Fortsetzungen und die feinsten Endästchen der Zahnbeinröhrchen.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht wurden folgende Ergebnisse geliefert:

Leydig (1857) war der Ansicht, dass die Fischzähne sich nicht in Säckchen entwickeln und sprach ihnen auch, wie schon oben bemerkt, Schmelz und Cement ab.

Milne Edwards (1860) beurtheilt die Einsenkung der Zähne in das unterliegende Bindegewebe als sehr wichtig. Diesen Umstand benützt er auch als Eintheilungsprincip und sondert die Zähne in zwei Gruppen:

Die eine Gruppe, in welcher die Zähne frei auf der Schleimhaut aus freien Papillen entstehen, nennt er dents phanerogenètes. Dieselben Zähnchen nennt er auch dents gymnosomes, weil hier das Zahnbein entblösst sein soll. Er bemerkt an diesen Zähnen eine Art Glasur, erklärt aber ausdrücklich, dass dies kein Schmelz sei, sondern nur eine festere Rindenschicht des Dentins, nämlich Vitrodentin.

Die II. Abtheilung nennt er dents cystigenètes. Die Zähne ent-

wickeln sich hier im unterliegenden Bindegewebe und zwar in Säckchen; sie besitzen Schmelz, Dentin und Cement.

Bevor ich nun auf die epochemachende Arbeit O. Hertwig's näher eingehe, möchte ich bemerken, dass schon von früheren Forschern die Vermuthung ausgesprochen wurde, dass die Schuppen der Haie den Zähnen homologe Gebilde wären. So stellten diese Hypothese Williamson, Huxley, Leydig, Gegenbaur auf, doch keiner hat den wirklichen Nachweis dafür geliefert. Diese Hypothese nun zur unumstösslichen Wahrheit gestempelt zu haben, ist das grosse Verdienst O. Hertwig's. Die Ergebnisse, die Hertwig in seiner Arbeit: „Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier" niedergelegt hatte, sind hurz gefasst folgende:

Die Entwicklung der Haifischzähne beginnt mit der Bildung einer Zahnleiste am Innenrand der Kiefer. Diese ist der als Schmelzkeim bezeichneten Epithelleiste der Säugethiere homolog und durch Anpassung an den Zahnwechsel entstanden. An der Aussenseite der Leiste entstehen die Zahnanlagen in gleicher Weise, wie die Placoidschuppen auf der freien Hautoberfläche. Die Entwicklung der Säugethierzähne von den Schmelzkeimen ist im ganzen dieselbe und weicht nur in untergeordneten Umständen ab. Die Entwicklung der Zahngewebe ist bei den Selachiern dieselbe, wie bei den Säugethierzähnen und stimmt vollkommen mit der Entwicklung, welche Hertwig für die gleichen Gewebe der Placoidschuppen aufgestellt hat, überein.

Die Placoidschuppen und Zähne der Selachier sind homologe Bildungen d. h. sie sind aus einer ursprünglich vollkommen gleichen Uranlage durch Differenzirung entstanden.

Heincke (1873) hatte eine grosse Anzahl von Fischen histologisch und embryologisch untersucht und viele Thatsachen festgestellt, die auch heute noch unumstösslich sind. Uns interessiren hier am meisten seine Resultate über Esox und Cyprinus. Da er aber keine Embryonen zur Verfügung hatte, so beschränkte er sich meist auf histologische Untersuchungen, die ich hier in Kürze wiedergeben werde:

Zunächst beschreibt Heincke bei den Cyprinoiden, dass die Ersatzzähne durch Einwucherung eines Epithelzapfens in das Bindegewebe entstehen. Das Ende des Zapfens ist kolbig verdickt, ihm entgegen wächst das Bindegewebe; dasselbe stülpt den Epithelkolben ein, und es bildet sich das Epithelorgan. Er beschreibt beim Epithelorgan 2 Schichten, eine innere mit hohen cylindrischen Zellen, welche er Schmelzmembran benennt; eine äussere, die an das umliegende Bindegewebe angrenzt und aus mehreren rundlichen Zelllagen besteht. Die letztere Schicht nennt er äusseres Epithel. — Eine Schmelzpulpa konnte er nicht finden. Heincke glaubt, dass der Schmelz am ausgewachsenen Thiere nicht mehr vorhanden ist; dagegen ist er bei dem noch nicht durchgebrochenen Zahne zu finden. Ueber die Schmelzbildung selbst kam er

zu keinem bestimmten Resultate; doch neigte er sich zur Ansicht Kollmann's hin, dass der Schmelz ein Abscheidungsprodukt der Schmelzzellen sei.

Ueber die Verkalkung der Papille schreibt er, dass die Struktur des Dentins längst fertig gebildet sei, ehe es auch nur eine Spur von Kalksalzen aufzuweisen vermöge. Die Ablagerung der Kalksalze beginnt immer an irgend einem Punkte, wahrscheinlich gleichzeitig auf einer grösseren Strecke in der Mitte des Dentins und schreitet von da nach aussen und innen fort. Zuerst wird von der fortschreitenden Verkalkung die äussere Grenze des Dentins erreicht.

Ueber die Zähne des Esox lucius bemerkt er: „Alle Zähne des Hechtes haben wirklichen Schmelz; er bekleidet nur in sehr geringer Masse die äusserste Spitze des Zahnes. Seine äusserste Schicht setzt sich als feines strukturloses Häutchen noch eine Strecke von der Spitze aus auf den Zahn fort, und so kommt es, dass die obersten Partien des Zahnes wegen dieser harten Schmelzbekleidung eine bedeutende Resistenzkraft erlangen.

Die Ersatzzähne des Hechtes entwickeln sich in der Weise, dass ein schräg nach unten gerichteter Epithelzapfen in das unterliegende Bindegewebe einwuchert. Eine Bindegewebsparthie wächst dem Epithelzapfen entgegen und stülpt ihn von unten her ein. Wie bei den Cyprinoiden besteht das Schmelzorgan aus 2 Schichten. Die innerste Schicht besteht aus cylindrischen Zellen, die äussere Schicht aus gewöhnlichen Epithelzellen." Heincke lässt sich noch in verschiedene histologische Details ein, die ich, da sie zu weit führen würden, hier nicht angeben kann.

Ende der 80er Jahre erschienen nun die ersten Arbeiten C. Röse's. Derselbe hat in einer grossen Reihe von Arbeiten, die bis in die jüngste Zeit herein datiren, eine grosse Anzahl von neuen Thatsachen konstatirt. In äusserster Kürze will ich das wiederbringen, was er über Fischbezahnung publicirt hat.

Röse ist der Ansicht, dass das Epithel den ersten Anstoss zur Zahn- und Schuppenbildung abgiebt, ganz ähnlich wie bei der Bildung von Haar und Nägeln. Das unterliegende Bindegewebe antwortet allerdings sofort mit einer entsprechenden Wucherung von Rundzellen. Es findet immer eine gleichzeitige, gegen einander gerichtete Wucherung von Epithel und Bindegewebe statt.

Die ersten Zähnchen der Knochenfische, der Ganoiden und ebenso auch der geschwänzten Amphibien bilden sich ganz nach Art der Placoidschuppen als einfache Papillen im Bereiche der Kieferschleimhaut. Röse bezeichnet dieses ursprüngliche Verhalten der Zahnentwicklung als „placoides Stadium" oder als „Stadium der freien Papillenbildung" und versteht darunter jenen Zustand, in dem die Zahnpapille über die tiefst gelegene Cylinderzellenschicht

ins Epithel hinein und manchmal sogar halbkugelig über die Epitheloberfläche emporragt. Erst der Nachweis dieses placoiden Stadiums der Zahnentwicklung bringt den endgültigen Beweis, dass auch die Zähne der genannten Thiergruppen ursprünglich aus einfachen Hautschuppen entstanden sein müssen. Die Ersatzzähne der Knochenfische bilden sich in der Tiefe der Schleimhaut, theils an einer zusammenhängenden Zahnleiste, theils an gesonderten Epithelzapfen. Wenn mehrere solche Zapfen dicht neben einander liegen und an ihrer Basis theilweise in einander laufen, dann entsteht ein Uebergangsstadium zur ausgeprägten Zahnleistenbildung. —

Bei mehrreihiger Zahnstellung der Knochenfische werden entweder sämmtliche Zähne von einer gemeinsamen Zahnleiste gebildet, ähnlich wie bei den Haifischen und bei den Parasphenoid-Zahnplatten gewisser Amphibien: oder aber jede einzelne Zahnreihe hat ihre eigene, mehr oder weniger vollständige Zahnleiste. — Die placoiden Schleimhautzähnchen bilden die ursprünglichste Zahnform, aus der alle übrigen sich entwickelt haben müssen.

Die einfachsten Zähne sind die Kegelzähne der Fische und kiemenathmenden Amphibien. Der Kegelzahn dient lediglich dem Erfassen und Festhalten der Nahrung. Jede Aenderung der Nahrung bedingt gleichzeitig eine Aenderung der Zahnform. Schon bei den Fischen finden sich vielfach grössere und zusammengesetzte Zahnformen, die von der ursprünglichen Kegelgestalt sehr abweichen. Diese grösseren Zahngebilde dienen dazu, die aufgenommene thierische oder pflanzliche Nahrung bereits im Munde zu zerkleinern und damit den Magen zu entlasten. Pflanzen fressende Thiere haben im Allgemeinen die höchst entwickelten Zähne. Bei den Fischen, Amphibien, und selbst noch bei den Reptilien hie und da, ist die ganze Mundschleimhaut imstande, Zähne zu bilden. Demnach finden sich bei diesen Thieren gelegentlich Zähne auf allen Belegknochen der Mundhöhle. Bei manchen Knochenfischen stehen die Zähne hechel- oder bürstenförmig dicht neben einander, und zwar entweder ganz unregelmässig durcheinander, meistens jedoch in mehr oder minder deutlichen Parallelreihen. Bei den vielzahnigen Haifischen sind diese sehr deutlich erkennbar. Die Zähne einer solchen Reihe bilden sich ungefähr gleichzeitig an der Zahnleiste. Jede derartige Querreihe von neben einander stehenden Zähnen bildet eine Zahnreihe oder Dentition. Bei den älteren Haifischformen stehen die Zähne in gerader Reihe hinter einander, bei den jüngeren Formen dagegen in schrägen Reihen. Letztere Zahnstellung, die sogenannte Quincunxstellung, herrscht wie Röse in Uebereinstimmung mit Schwalbe hervorheben will, bei allen höheren Wirbelthieren bis herauf zum Menschen vor. Röse stellt den Satz auf, dass die Anwesenheit einer wohl ausgeprägten Zahnleiste an und für sich beweist, dass das betreffende Thier entweder selbst mehrere Zahnreihen

besitzt, oder dass es doch von Vorfahren abstammt, die mehrere regelmässige Zahnreihen (Dentitionen) besessen haben. Bei denjenigen Wirbelthieren, welche ausser den Kieferzähnen auch noch Gaumenzähne besitzen, die in Reihen angeordnet sind, entwickelt sich die Gaumenzahnleiste völlig unabhängig von der Kieferzahnleiste.

Diejenigen Fische und Amphibien, welche zahlreiche, kleine Kegelzähne besitzen, haben einen sehr lebhaften Zahnwechsel. Die kleinen Zähnchen werden rasch abgenützt und müssen durch neue ersetzt werden. Es liegen bisher keine genauen Beobachtungen darüber vor, wie viele Zahnreihen oder Dentitionen bei den tiefer stehenden Wirbelthieren überhaupt vorkommen können; doch beläuft sich ihre Zahl bei manchen Thieren sicherlich auf 100 und noch mehr. Je grösser, und vor allem je sorgfältiger ausgebildet die einzelnen Zähne sind, um so länger bleiben sie in Thätigkeit und um so mehr beschränkt sich die Häufigkeit des Zahnwechsels.

Fast gleichzeitig mit Röse's eben citirter Arbeit gab Albertina Carlsson 1894 eine ziemlich umfangreiche Abhandlung „über die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen" heraus. Dieselbe untersuchte 11 Embryonen verschiedener Teleostier und kam zu Resultaten, die ich weiter unten anführen werde.

Gleich hier möchte ich bemerken, dass manche der von Carlsson beschriebenen Thatsachen mit meinen Resultaten nicht übereinstimmen; die diesbezüglichen Punkte werde ich jedoch erst im Laufe der Ausführung auseinandersetzen. In der Nachschrift ihrer Arbeit kommt Carlsson in eine Kontroverse mit Röse bezüglich der ersten Anlage der Zähne bei den Teleostiern; sie bestreitet nämlich ein freies Papillenstadium, stellt aber auf ihren Zeichnungen zweifelsohne freie Papillen dar. Nach meiner Ansicht stimmen die Untersuchungen von Röse und Carlsson in den wirklichen Thatsachen völlig überein. Es handelt sich lediglich um einen Wortstreit darüber, was unter dem „placoiden Stadium" Röse's zu verstehen ist.

Die Ergebnisse von Carlsson sind folgende:

I. Eine Schmelzleiste zieht sich ununterbrochen über die ganze Länge der zahntragenden Knochen.

II. Die Schmelzleiste ist durch eine ansehnliche Breite gekennzeichnet.

III. Der erste Anstoss der Zahnbildung geht vom Boden der Schmelzleiste und zwar durch Verlängerung der Zellen derselben aus.

IV. Die Zähne legen sich im Embryonalstadium nicht in einer ununterbrochenen Reihe an, sondern aus der unverbrauchten Schmelzleiste entwickeln sich später zwischen den zuerst entstandenen Zähnen neue.

V. Die Schmelzleiste bleibt das ganze Leben hindurch bestehen,

kann aber bisweilen im mittleren Theile des Kiefers zwischen den Zähnen resorbirt werden. (Esox.)

VI. Die Schmelzkeime der Ersatzzähne gehen entweder vom Boden oder von der lingualen Seite der Schmelzleiste aus.

VII. Eine Schmelzpulpa fehlt.

VIII. Bisweilen finden sich in jüngeren Stadien mehr Zahnanlagen resp. Zähne als beim erwachsenen Thiere.

IX. Die Abschnürung der Zahnanlagen von der Schmelzleiste findet sehr spät statt.

X. Die Zahnbildung steht, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Amphibien, in keinem Zusammenhang mit dem Auftreten der zahntragenden Knochen, sondern Dentin und Knochen bilden sich unabhängig von einander.

Eigene Untersuchungen.

Esox lucius L.

Die Hechtembryonen, die in einer vollständigen Entwicklungsreihe vorhanden waren, wurden in lückenlose Serienschnitte zerlegt, und zwar betrug die Dicke des Schnittes 5 μ. Die Serien der älteren Thiere, an welchen die Ersatzzähne studirt werden sollten, wurden 15—20 μ dick geschnitten. Die älteren Thiere entkalkte ich mit 3—4 % Trichloressigsäure; die Entkalkung war gewöhnlich nach 24—36 Stunden eingetreten. Als Färbungsmittel wurde Alauncochenille benützt; nachgefärbt wurden nur die Embryonen und zwar mit Bleu de Lyon. Der embryonale Knorpel und die ersten Anlagen des Dentins färben sich bei dieser Methode sehr schön hellblau.

Die Hechteier erhielt ich aus der Fischzuchtanstalt Starnberg; sie wurden dort künstlich befruchtet und im anatomischen Institute zu München in einem Brutapparat weitergezüchtet, sodass stündlich die fortschreitende Entwicklung beobachtet werden konnte.

Bevor ich jedoch auf die mikroskopischen Verhältnisse näher eingehe, möchte ich hier zum besseren Verständnisse die makroskopischen Verhältnisse beim erwachsenen Thiere ganz kurz angeben. Nach Siebold verhalten sich die Zähne des Esox folgendermaassen: Das Maul ist weit gespalten, oben am Gaumen mit vielen Hechelzähnen, unten auf dem Unterkiefer mit einzelnen grossen Zähnen. Die zahlreichen Zähne seines weiten Maules sind sehr verschieden gebildet. Am oberen Theile des Maules tragen die beiden Zwischenkiefer und Gaumenbeine viele hinter einander stehende grössere Hechelzähne, während der Vomerknochen und das Zungenbein mit feinen Bürstenzähnen ausgestattet sind und der Unterkiefer derbe konische, nach rückwärts gebogene Zähne von ungleicher Grösse enthält.

Am 16. Tage nach der Befruchtung waren die meisten Eier geplatzt und die Embryonen ausgeschlüpft.

Die Stadien vor dem Austreten wurden, nachdem sie aus den Eiern geschält waren, in Pikrinsublimat fixirt.

Pikrinsäure 1 Vol.
Sublimat 1 Vol.
Aqua dest. 2 Vol.

Erst am 23. Tage nach der Befruchtung zeigten sich die ersten Spuren einer beginnenden Zahnentwicklung und zwar im Oberkiefer sowohl als im Unterkiefer. [1])

Stadium A: Esox lucius L. 23 Tage alt, 9,5 mm lang. Knorpel ist bereits entwickelt und hat annähernd die Gestalt einer Bohne. Die Epithelzellen des rete Malpighii im Bereiche des vorderen

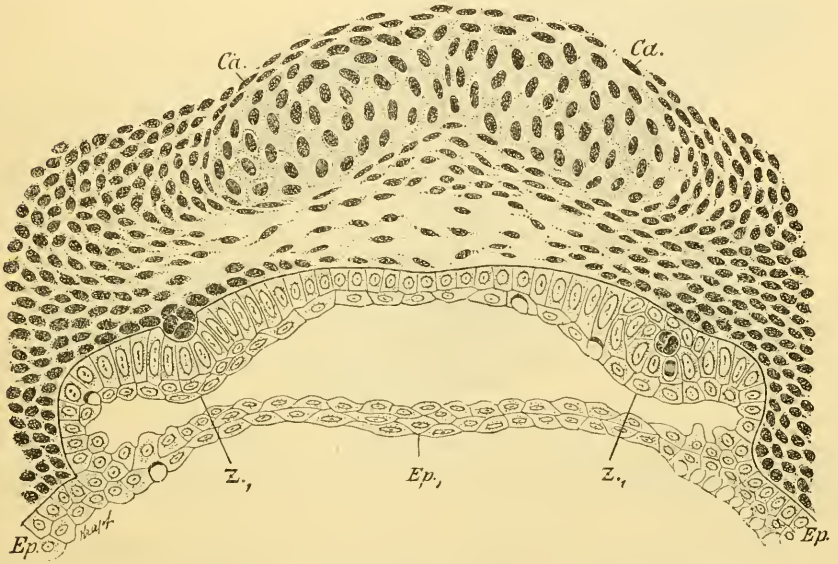


Abbildung 1.

Esox lucius L. 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. Grössere der beiden vorderen ersten Zahnanlagen im Oberkiefer Z_1, links genau durch die Mitte der Papille, rechts in schiefer Richtung getroffen.

Ep = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers. *Ca* = Knorpel. Vergrösserung = 375.

Theiles des Os maxillare verlängern sich um das Doppelte ihrer gewöhnlichen Länge und wölben gleichzeitig die über ihnen gelegenen unveränderten, jedoch etwas vermehrten Epithelzellen über das Niveau der übrigen Epithelpartie hervor. Gleichzeitig merkt man im Binde-

[1]) Das späte Auftreten der ersten placoiden Zahnanlagen erklärt sich durch den langen Verbleib des Dottersackes; der 2 Monate alte Embryo ist immer noch im Besitze eines ansehnlichen Dottersackes.

gewebe eine Zellvermehrung, welche wohl darauf zurückzuführen ist, dass durch den Reiz der Epithelverdickung auch das Bindegewebe angeregt wurde, neue Zellen zu bilden. Der dem Mesoderm angrenzende Theil des Epithels der ersten Zahnanlage hat vier Mesodermzellen umwachsen und damit die erste Andeutung zur späteren Zahnpapille gegeben. Diese erste Zahnanlage ist noch sehr winzig und nur auf fünf Schnitten sichtbar. Die untersten Zellen, welche an diese erste Zahnanlage angrenzen, behalten noch eine ganz kurze Strecke ihre cylinderische Form bei, um allmälig, immer kürzer werdend, die gewöhnliche Form wieder anzunehmen. Dicht neben und hinter der ersten Zahnanlage folgt eine zweite noch kleinere, auf drei Schnitten sichtbar. Zwei Schnitte rückwärts beginnt dann die dritte grösste Zahnanlage,

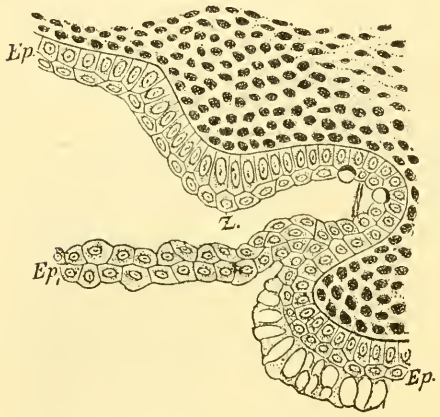


Abbildung 2.

Esox lucius L. Embryo 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. Z = hinterste, grösste der drei ersten Zahnanlagen im Oberkiefer. Ep = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers. Vergrösserung = 375.

welche auf zwölf Schnitten bemerkbar ist. Sehr deutlich ist hier die Aktivität des Epithels und das mehr passive Verhalten des Mesoderms zu erkennen.

Die Hechtzähne entwickeln sich nun nach diesen Thatsachen nach placoidem Typus und zeigen also die ursprünglichsten Verhältnisse, ganz homolog der Bildung der Haifischschuppen. Um die Verhältnisse klarer zur Anschauung zu bringen, habe ich ein Modell vom Oberkiefer des vorliegenden Stadiums bei 500 maliger Vergrösserung angefertigt. Abbildung 3 zeigt dieses Modell in verkleinertem Maassstabe. Man sieht deutlich die drei vorhandenen Zahnanlagen als runde Hügel über die Oberfläche des Epithels sich vorwölben, genau ebenso, wie Röse es an seinem ersten Modelle von der Entwicklung der Krokodilzähne dargestellt hat. Wir bemerken zwei grössere Anlagen und eine kleinere, alle mit ansehnlicher Mesodermpapille bereits versehen; auffälligerweise jedoch besitzt die grösste hinterste placoide Zahnanlage die flachste Mesodermpapille. Die Papillen stehen alle in schiefer Richtung im Epithel.

Im Unterkiefer ist in diesem Stadium von 9,5 mm Länge der Meckel'sche Knorpel ebenfalls schon entwickelt. Es sind zwei winzige Zahnanlagen vorhanden, die nur auf wenigen Schnitten sichtbar sind. Die erste ist nur auf zwei Schnitten zu bemerken. Das Epithel wird hiebei weniger vorgewölbt als im Oberkiefer; denn je kleiner die Zahnanlage, desto weniger werden die obersten Schichten des Epithels nach aussen vorgedrängt.

Vier Schnitte rückwärts findet sich zu derselben Zeit die zweite Zahnanlage, die ebenfalls sehr klein und auch nur auf drei Schnitten zu verfolgen ist. Die untersten Zellen des Epithels behalten nach jeder Zahnanlage noch einige Schnitte weiter rückwärts ihre hohe cylindrische Form bei; eine unregelmässige Anhäufung von cylindrischen Zellen hinter dem letzten Zahnkeim, die eine deutliche mit der Konvexität

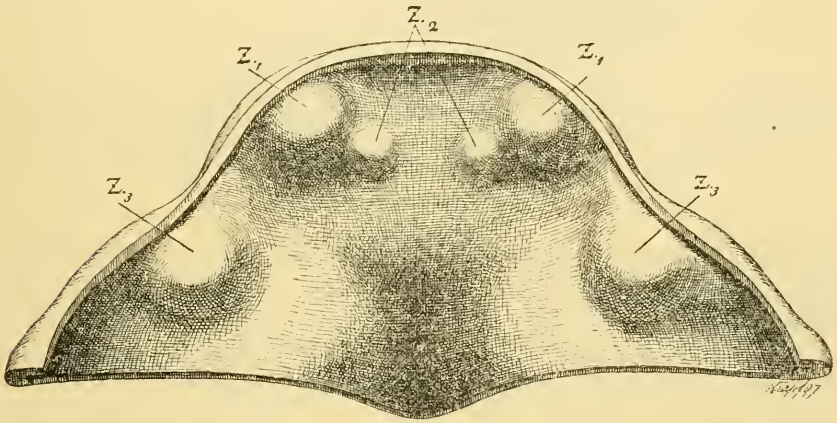


Abbildung 3.

Esox lucius L. Embryo 9,5 mm lang. 23 Tage nach der Befruchtung. Modell der 3 Zahnanlagen Z_1, Z_2, Z_3 bei 500facher Vergrösserung modellirt. Modell bei 188 × Vergrösserung wiedergegeben.

dem Mesoderm zugewandte Rinne bildet, und die Carlsson als Schmelzleiste ansehen will, habe ich bei Esox nicht wahrnehmen können.

Stadium B. 24 Tage alt; 1 cm lang. In diesem Stadium sehen wir im Oberkiefer links und rechts je drei Zahnanlagen, welche schon viel höher entwickelt sind, als diejenigen des vorigen Stadiums. Wir haben hier eine deutliche Papille, und das Schmelzorgan besteht bereits aus zwei Schichten; allerdings ist zwischen den beiden Epithellagen des Schmelzorgans noch keine Differenzirung eingetreten. Besonders gut ist hier zu bemerken, dass das Epithel in schiefer Richtung die Mesodermpapille umwächst, ein Verhalten, das Röse auch bei den Krokodilen beschrieben hat. Die zweite Anlage, kaudalwärts von der ersten liegend, ist etwas kleiner als die erste und steht auf dem Stadium der Entwicklung, wie die Zahnkeime im Stadium A.

Auch die dritte Zahnanlage hat keine weitere Aenderung erfahren und steht noch auf gleicher Entwicklungsstufe, wie im Stadium A.

Im Unterkiefer sehen wir dieselben zwei Anlagen, die bereits im vorigen Stadium beschrieben worden sind. Die erste Zahnanlage weist schon eine sehr ansehnliche Mesodermpapille auf; die zweite dagegen

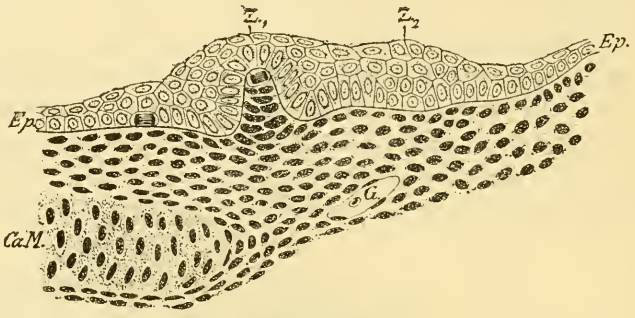


Abbildung 4.
Esox lucius L. 1,1 cm lang. Embryo 24 Tage nach der Befruchtung. 2 Zahnanlagen des Unterkiefers, Z_1, genau im Längsschnitte, Z_2 peripher getroffen.
Ep = Kieferepithel. *Ca M* = Meckel'scher Knorpel.
Vergrösserung = 375.

hat sich nur wenig weiter entwickelt; sie wölbt nur im geringen Masse das bedeckende Epithel vor. Die Cartilago Mekelii hat an Umfang zugenommen.

Stadium C. 26 Tage nach der Befruchtung 1,3 cm lang. Im Oberkiefer finden wir wiederum die 3 Zahnanlagen, jedoch weiter

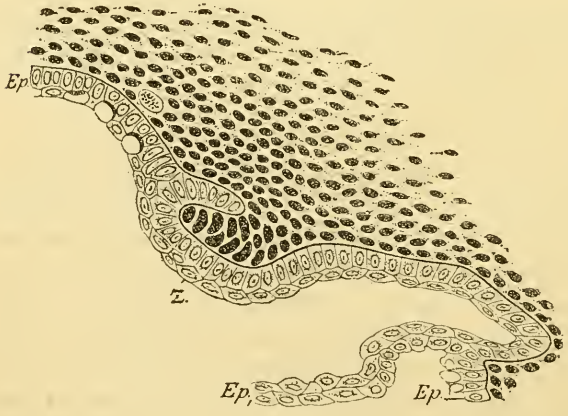


Abbildung 5.
Esox lucius L. Embryo 1,3 cm lang. 26 Tage nach der Befruchung. *Z* = dritte Zahnanlage des Oberkiefers entsprechend Z_3 der Abbildung 3.
Ep = Kieferepithel. Ep_1 = Epithelfalte des Oberkiefers.
Vergrösserung = 375.

entwickelt. Sehr deutlich ist hier schon das Bestreben der Zahnanlage sichtbar, ins Mesoderm hineinzusinken und zwar wiederum in schiefer Richtung, wie aus Abbildung 5 ersichtlich ist. Die Cylinderzellen des

inneren Epithelmantels haben eine sehr hohe Form angenommen. Die Mesodermpapille hat ihre künftige Gestalt bereits erreicht.

Im Unterkiefer sehen wir 2 Anlagen; die eine davon zeigt schon die ersten Spuren eines Zahnscherbchens; auch hat die erstere der Anlagen das Bestreben, ins Mesoderm hineinzuwuchern. Der MECKEL'sche Knorpel ist ansehnlich entwickelt.

Stadium D. 30 Tage nach der Befruchtung. 1,7 cm lang. Die Anlagen der Gaumenzähne sind hier sichtbar, und zwar legen sich 6 Zähnchen an. Es sind jedoch ausnahmslos placoide Zahnanlagen; doch zeigen sie alle schon die Tendenz, ins Mesoderm hinabzusinken. Besonders instruktiv sind die drei Anlagen im hinteren Abschnitte des Palatinum.

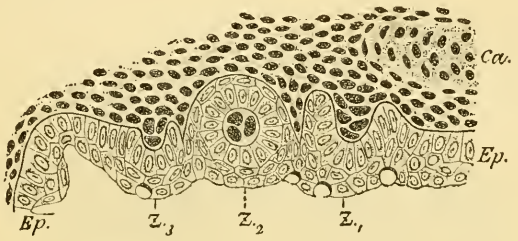


Abbildung 6.

Esox lucius L. Embryo 1,7 cm lang. 30 Tage nach der Befruchtuug. Erste Anlagen der Gaumenzähnchen. Z_1 u. Z_3 im Längsschnitte, Z_2 im schiefen Querschnitte getroffen.

Ep = Mundhöhlenepithel. *Ca* = Knorpel.

Vergrösserung = 375.

Hier ist die mittlere und grösste der drei Anlagen nahezu im Querschnitte getroffen, während die erste kleinste und die dritte beinahe längs durchschnitten sind.

Auch daran kann man wiederum sehr schön erkennen, wie die hohen cylindrischen Zellen des Epithelorgans noch eine kurze Zeit lang hinter der Anlage ihre hohe Form beibehalten, um dann allmälig zur Norm zurückzukehren.

Stadium E. Esox lucius L. 31 Tage nach der Befruchtung.

Hier sehen wir zum ersten Male die beiden Zahnanlagen im Oberkiefer, nämlich die zuerst angelegten Zahnanlagen, ossificirt. Besonders schön ist der Zahnsockel sichtbar, der Knochenspangen gegen den Knorpel entsendet. Sehr deutlich kann man verfolgen, wie Zelle um Zelle vom Knochen umschlossen wird. Auf der beigegebenen Abbildung ist von den beiden Anlagen die eine gerade im Längsschnitt, die andere im schiefen Querschnitt getroffen. Die Odontoblasten sind grosse unregelmässige Zellen mit grossen Kernen; die Zellen sind um die Hälfte breiter als lang. Die übrigen Zellen, welche die Pulpahöhe

ausfüllen, unterscheiden sich nur sehr wenig oder gar nicht von den Odontoblasten. Die ersten Zähnchen des Hechtes besitzen noch keinen ausgebildeten Schmelz.

An vollkommen gut gelungenen Schnitten liegt das Epithel der Zahnscheide dicht dem Zahnbeinkegel auf (Abb. 7). Doch haben die Epithelzellen an ihrer Basis eine sehr dünne, stärker lichtbrechende Cuticula ausgeschieden, welche dem Zahnbeinkegel fest aufliegt und sehr wahrscheinlich als Schmelzoberhäutchen bezeichnet werden kann. Denn nach Röse haben sämmtliche Zähne der Wirbelthiere, auch wenn sie keinen Schmelz besitzen, eine epitheliale Cuticula mit allen chemischen Eigenschaften des Schmelzoberhäutchens. Somit können wir wohl mit Recht auch die an den ersten auftretenden Hechtzähnen nachweisbare fast unmessbar dünne Cuticula als Schmelzoberhäutchen

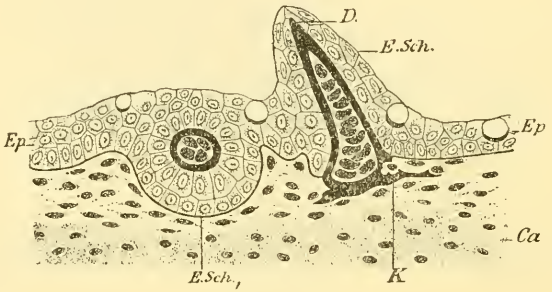


Abbildung 7.

Esox lucius L. Embryo 31 Tage nach der Befruchtung. Die beiden vorderen Zahnanlagen des Oberkiefers, eine im Längsschnitte, eine im schiefen Querschnitte. *D* = Zahnbein, *K* = Knöcherner Zahnsockel. *E. Sch.* = Epithelscheide im Längsschnitte, *E. Sch*$_1$ = Epithelscheide im Querschnitte. *Ca* = Knorpel. *Ep* = Kiefer-epithel.
Vergrösserung = 375.

ansehen. Sobald auf Zähnen Schmelz vorhanden ist, wird dieser bei der Entkalkung durch Säuren aufgelöst, und es entsteht ein Spalt zwischen der Spitze des Zahnbeinkegels und der bedeckenden Epithelscheide. Natürlich können solche Spalten auch durch mechanisches Abreissen des Epithels gelegentlich der Schnittführung entstehen. Man darf demnach die Anwesenheit solcher Spalten in den Schnitten nie als Beweis für das Vorhandensein von Schmelz betrachten. Findet sich aber in diesem oder jenem gut gelungenen Schnitte kein Spalt zwischen Zahnbeinkegel und Epithelscheide, dann kann man hieraus mit Sicherheit schliessen, dass kein ausgebildeter Schmelz vorhanden war.

Heincke nimmt an, dass die Schmelzbildung bei Esox schon sehr frühzeitig vollendet wird. Hierzu möchte ich bemerken, dass dieser

Autor keine Embryonen untersucht hat und deshalb diese seine Ausführungen über den Schmelz nur Muthmaassungen sein können.

Eine Schmelzpulpa zeigt sich bei den jüngsten Zahnanlagen nicht. Carlsson nimmt an, dass eine Schmelzpulpa erst bei den Reptilien vorkomme; indessen finden sich doch, wie wir weiter sehen werden, Andeutungen derselben auch beim Hechte.

Die Ossifikation der Zähne tritt viel früher auf, als die Verknöcherung des Kiefers; es geht, wie schon oben bemerkt, die Verknöcherung der Kiefer vom Zahnsockel aus. Es findet somit die Hertwig'sche Theorie aufs Neue Bestätigung, dass die Kieferknochen ein Produkt der Zähne wären und ursprünglich nur aus deren Zahnsockeln entstanden seien.

Die Zahnproduktion ist, wie wir gesehen haben, im Oberkiefer eine etwas grössere, als im Unterkiefer. Wir haben in diesem Stadium im Oberkiefer ca. 10 Zahnanlagen, während im Unterkiefer nur sechs vorhanden sind. Die verschiedenen Zahnanlagen im Oberkiefer, wie im Unterkiefer sind theils mehr, theils weniger ossificirt.

Ersatzzähne von Esox lucius L.

Die Ersatzzähne wurden an älteren Exemplaren untersucht, da hier die diesbezüglichen Verhältnisse weit übersichtlicher sind, als an Embryonen und ferner, weil dieselben an älteren Thieren in grösserer Anzahl vorhanden sind. Bevor ich jedoch in die Details eingehe, möchte ich gleich vorausschicken, dass bei Esox die Anlage der Ersatzzähne im Allgemeinen keine gleichmässige ist. So unterscheiden sich die Anlagen der Gaumen- resp. Ober- und Unterkieferzähne in hohem Maasse. Ich glaube, diesen Umstand wohl darauf zurückführen zu dürfen, dass die Funktion der betreffenden Zähne eine verschiedene ist. Die Zähne des Ober- wie Unterkiefers sind wohl für den Hecht als Raubfisch zum Beutefang die wichtigsten; sie dienen zum Erhaschen und Festhalten der Beute. Die Gaumenzähne dagegen sind mit dem Knochen nicht fest verwachsen und sogar von vorne nach hinten umlegbar. Erhascht der Hecht die Beute, so legen sich die Zähnchen nach rückwärts um und lassen den Raub nach hinten gleiten. Dann richten sie sich sofort wieder auf und verhindern ein eventuelles Entgleiten der Beute, da die betreffenden Zähnchen dem Drucke von hinten nach vorne widerstehen und gleichsam eine undurchdringliche Pallisadenmauer bilden. Auch die Grössenverhältnisse der einzelnen Zahngruppen sind so verschiedener Art, dass die Annahme berechtigt erscheint, dass die verschiedenen Zahngruppen auch verschiedene Funktionen zu verrichten haben. Ebenso, wie die in die Augen fallenden äusseren Differenzen unterscheidet sich auch die Art

der Anlage der Gaumen- bezw. Ober- und Unterkieferzähne. Dort, wo es gilt, feste, solid gebaute Zähne zu bilden, wie im Ober- und Unterkiefer, finden wir auch dicke Epithelzapfen, die tief ins Mesoderm hineinwuchern.

Die Gaumenzähne jedoch, die sehr leicht der Abnutzung ob ihrer geringen Widerstandsfähigkeit anheimfallen, entwickeln sich fast ganz oberflächlich, fast direkt unter dem Epithel. Wenn auf dem Palatinum überhaupt Zapfen vorhanden sind, so sind dieselben sehr kurz und dünn. Besonders schön kann man am Palatinum verfolgen, wie neue Zähne zwischen den alten entstehen. Diesen Umstand bei Knochenfischen erwähnt auch Carlsson; doch ist hierbei die Einschaltung zu machen, dass diese Entwicklung nicht überall vorkommt. So beobachtete ich diese Erscheinung nur an den Gaumenzähnen bei Esox lucius L; nie bekam ich ähnliche Bilder vom Ober- und Unterkiefer.

Am Palatinum ist noch charakteristisch, dass für einen funktionirenden Zahn selten mehr als ein Ersatzzahn angelegt wird, während im Ober- wie im Unterkiefer meist gleichzeitig mehrere Ersatzzähne für einen funktionirenden Zahn sich vorfinden. Letztere Art der Entwicklung beobachtete auch Carlsson bei den Salmoniden. Sie glaubt, diesen Modus der Entwicklung darauf zurückführen zu dürfen, dass die funktionirenden Zähne zu rasch abgenützt werden.

Vielleicht dürfte auch folgender Umstand für die gleichzeitige Mehranlage von Ersatzzähnen bestimmend sein: Es handelt sich hier um Ersatzzähne fester, wohl ausgebildeter Zähne. Um nun diese Eigenschaft zu erlangen, bedürfen die Ersatzzähne einer längeren Zeit, um ihre Entwicklung vollständig durchmachen zu können. Deshalb entwickeln sich gleich mehrere Ersatzzähne an einem gemeinsamen Epithelzapfen. Die betreffenden Ersatzzähne stehen nun nicht alle im gleichen Entwicklungsalter; stets ist der dem funktionirenden am entferntesten gelegene Zahn der jüngste.

Sehr instruktive Bilder erhält man zur Demonstration der Verhältnisse zwischen Zahn und Ersatzzahn an Flächenschnitten. Man sieht auf beigegebener Abbildung ganz genau, dass jeder Zahn für sich allein einen mehr oder minder umfangreichen Epithelzapfen in die Tiefe, d. h. in das Mesoderm sendet, um hier die Anlage seines Ersatzzahnes ausbilden zu können. In den meisten Fällen sieht man zwei Ersatzzähne in verschiedenem Entwicklungsalter an dem betreffenden Zapfen; doch hie und da bemerkt man auch noch eine dritte Anlage, die gewöhnlich noch nicht verkalkt ist. Die Zapfen selbst sind mehr oder minder lang und zeigen öfters spiralige Windungen, die Heincke auch bei den Karpfen beobachtete und sie als „korkzieherartige Windungen“ beschreibt. Diese spiraligen Windungen dürften wohl durch den Widerstand entstehen, die einerseits das Binde-

gewebe dem Epithel entgegensetzt, anderseits durch die Energie des Epithels, denselben zu überwinden. Die Ersatzzähne des Hechtes entwickeln sich also an einzelnen Zapfen, die mit einander nicht zu einer zusammenhängenden Zahnleiste verbunden sind. Die Zapfen entstehen aus den untersten Lagen des Epithels und zwar auf der lingualen Seite des funktionirenden Zahnes. Von einer gemeinsamen Epithelleiste, wie sie Carlsson beschreibt, kann also nach diesen meinen Präparaten wohl keine Rede sein. Carlsson ist wohl durch ihr Präparat, das sicher ein Schiefschnitt ist, irre geführt worden. Was sie an ihrer Abbildung als Reste der Schmelzleiste anführt, sind nichts anderes als Schiefschnitte der in Abbildung 8 dargestellten Zapfen.

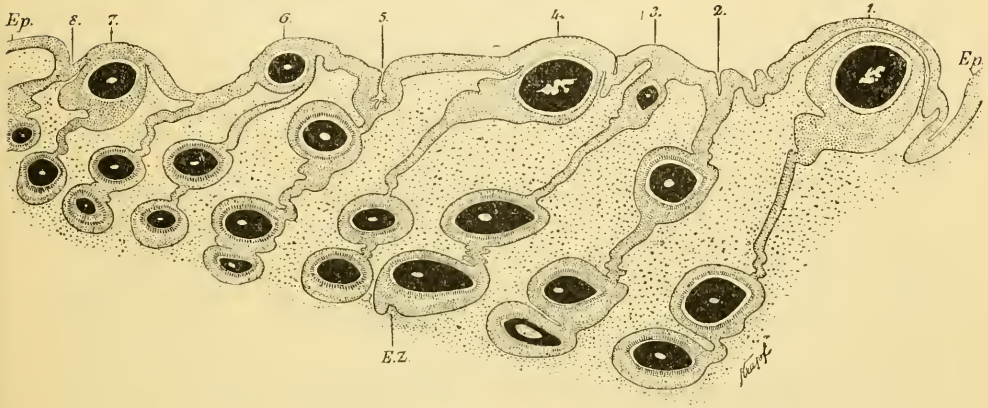


Abbildung 8.

Esox lucius L. Junges Thier. Flächenschnitt durch die Zahnanlagen des Unterkiefers. *Ep* = Kieferepithel. 1—8 = Kieferzähne im Zusammenhange mit ihrem Zahnersatzzapfen. *E. Z.* = ganz junge Ersatzzahnanlage. Vergrösserung = 34.

Carlsson giebt nun ferner an, da sie beim Hecht in späteren Stadien im mittleren Theile des Unterkiefers, wo die Zähne ihre bedeutendste Grösse erreichen, die Schmelzleiste nicht mehr nachweisen konnte, dass diese zwischen den Zähnen resorbirt werden könne. Auf dem Palatinum findet sich nach ihrer Darstellung nicht eine breite, alle Zahnreihen umfassende Schmelzleiste, sondern mehrere Leisten, die ohne Verbindung mit einander verlaufen.

Auch aus diesen widersprechenden Angaben ergibt sich wohl mit Evidenz, dass Carlsson bei der Deutung ihrer Präparate sich irre leiten liess.

Auf Grund meiner Präparate, von denen eines in Abbildung 8 dargestellt ist, kann ich mit Sicherheit feststellen, dass die Ersatz-

zähne des Hechtes sich nicht an einer gemeinsamen Leiste bilden, sondern jeder Kieferzahn seinen eigenen Zapfen in die Tiefe sendet; die einzelnen Zapfen stehen in keiner Weise mit einander in Verbindung. Die Entstehung der Kieferzähne an einzelnen Epithelzapfen bildet gewissermaassen ein Vorstadium zur Bildung einer gemeinsamen Zahnleiste, wie dieselbe bei den höheren Wirbelthieren vorhanden ist. Durch seitliche Verschmelzung der (in Abbildung 8) dargestellten Epithelzapfen zu einer gemeinsamen Epithelplatte würde eben die Zahnleiste der höheren Vertebraten zu Stande kommen.

Der Einwurf, dass die von Carlsson beschriebene Epithelleiste eventuell im Epithel selbst verlaufe und von hier aus erst die einzelnen Zapfen ausgingen, muss sofort bei Betrachtung der Abbildung 8 fallen gelassen werden; denn erstens ist der Dickendurchmesser des Epithels in keiner Weise verändert und zweitens sehen wir im Epithel von Zeit zu Zeit tiefe Einkerbungen, die nie entstehen könnten, wenn eine zusammenhängende Leiste im Epithel verlaufen würde. Als letzter Punkt sei noch hervorzuheben, dass nach jedem Zapfen, den das Epithel in die Tiefe sendet, das anschliessende Schleimhautepithel scharf sich abgrenzt.

Je älter die einzelnen Ersatzzahnanlagen sind, in desto grösserer Entfernung stehen sie an dem Zapfen von einander; je jünger, desto geringer ist das Intervall zwischen den Ersatzzähnen. Diese Verhältnisse lassen sich leicht aus Abbildung 8 ersehen. An der Peripherie des zu Zahn 3 gehörigen zweiten Ersatzzahnes (Abb. 8) bemerken wir eine noch verhältnissmässig kleine Zahnanlage, die scheinbar vom Epithelorgan des zweiten Ersatzzahnes sich bildet. Diesen Umstand beschreiben Tomes und Heincke und geben dafür die Deutung, dass der Keim eines Ersatzzahnes vom Schmelzkeim des vorausgehenden Zahnes ausgehe. Dieses aber ist sicher ein Irrthum; denn die Zusammengehörigkeit der beiden Zähne ist nur eine scheinbare; ein Zusammenhang besteht nicht. Der Grund des Irrthums der beiden oben erwähnten Forscher ist sehr leicht erklärlich, wenn man sieht, wie nahe der neue Keim am vorhergehenden Epithelorgan des betreffenden Zahnes sich anlegt.

Bei jungen Hechten kommt es hin und wieder vor, dass von einem gerade funktionirenden Zahn zwei Epithelzapfen ausgehen (Abb. 8, Zahn 6), welche ihrerseits Zahnanlagen bilden.

An Stelle des einen Zahnes beim jüngeren Thiere treten also beim älteren zwei Zähne in Thätigkeit. Es findet demnach beim Hecht die Vermehrung der Zähne nicht allein am hinteren Ende der Kiefer statt, sondern auch mitten zwischen den bereits thätigen Zähnen schieben sich neue ein. Einen ähnlichen Entwicklungsgang beobachtete Röse bei den Krokodilen.

Eine völlige Abschnürung der thätigen Zähne von ihrem epithelialem

Zahnzapfen findet beim Hechte überhaupt nicht statt. Die Epithelscheide umhüllt den unteren Theil des funktionirenden Zahnes; nur die schmelzbedeckte Spitze sieht aus dem Epithel hervor. Von der Epithelscheide der funktionirenden Zähne nehmen die Zahnzapfen der Ersatzzähne ihren Ursprung.

Abbildung 9.

Esox lucius L. Junges Thier. Zahn und Ersatzzahn vom hinteren Ende des Unterkiefers. *D* = Zahnbein. *S* = entkalkter Schmelz. *E. Sch* = Epithelscheide. *O. D* = Osteodentinbälkchen. *K* = Kieferknochen. *E. Z* = Ersatzzahn. *Ep* = Kieferepithel. *G* = Gefäss.
Vergrösserung = 120.

Die Art und Weise, wie die Ersatzzähne mit ihrem Vorgänger in Verbindung stehen, lässt sich an Abbildung 9 bei stärkerer Vergrösserung leicht feststellen. Zunächst sehen wir auf betreffender Abbildung einen bereits fertig gebildeten Zahn, der aber noch nicht durchgebrochen ist und auf seiner lingualen Seite bereits einen jungen Ersatzzahn hat. Dieser Ersatzzahn hängt mit seinem Vorgänger in der Weise zusammen, dass die äussere Lage der Epithelscheide des

Vorgängers in ihrer Fortsetzung die innere Lage der Epithelscheide des Ersatzzahnes wird. Die Zellen, welche als äussere Lage der Epithelscheide des vorhergehenden Zahnes kubische Form inne hatten, nehmen als innere Lage der Epithelscheide des Ersatzzahnes hohe cylindrische Gestalt an.

Der junge Ersatzzahn ist bereits ossificirt; doch haben die Odontoblasten noch nicht die typische Form angenommen, die sie beim ausgebildeten Zahne zeigen. Sehr deutlich ist auf der Abbildung zu bemerken, wie die innere Epithelscheide an der Basis des Zahnkegels sich umbiegt und als äussere Epithelscheide wieder zur Spitze des Zahnes läuft. Auf der rechten Seite der Abbildung sehen wir die beiden Epithellagen der Epithelscheide der grösseren Zahnanlage dicht einander anliegen. Auch sind die Zellen beider Lagen sehr wenig differenzirt. Auf der linken, lingualen Seite dagegen differenziren sich erstens die Zellen der beiden Epithellagen in sehr auffallender Weise, indem die innere Lage cylindrische Zellen aufweist, während die äussere von mehr abgeplatteten Zellen gebildet wird. Zweitens werden die beiden Epithellagen von einem Zwischengewebe, welches aus deutlich sternförmigen Zellen besteht, getrennt. Dieses Zwischengewebe ist nichts anderes, als die bereits von Röse bei den Krokodilen beschriebene Schmelzpulpa. Die Schmelzpulpa kommt aber nur bei ausgebildeten Hechtzähnen vor und zwar nur auf der lingualen Seite. Carlsson hat bei ihren Untersuchungen keine Schmelzpulpa finden können und spricht deshalb die Vermuthung aus, dass erst bei den Reptilien dieses Gebilde auftrete.

Die Odontoblasten des höher entwickelten Zahnes haben zum Unterschiede von dem weniger entwickelten eine hohe cylindrische Form angenommen und stehen in bestimmter Reihenfolge an der Peripherie der Pulpahöhle. Der verhältnissmässig grosse Zellkern liegt meist im oberen Drittel der Zelle.

Die Pulpazellen sind von sternförmiger Gestalt. —

Bei den Gaumenzähnen liegen die Entwicklungsverhältnisse wesentlich anders, als im Ober- bezw. Unterkiefer. Das Grundprincip allerdings, dass keine zusammenhängende Schmelzleiste zur Ausbildung gelangt, ist das gleiche geblieben. Die Ersatzzähne des Gaumens beim Hechte bilden sich in den häufigsten Fällen ganz unabhängig von den funktionirenden Zähnen überall da, wo gerade Platz für ihre Entwicklung vorhanden ist. Wir finden hier keine langen Epithelzapfen, sondern, wenn überhaupt solche vorhanden sind, nur ganz kurze. Gewöhnlich entwickeln sich die Gaumenzähne direkt vom Epithel; die unterste Epithelschicht wuchert in das unterliegende Bindegewebe und umwächst dort eine zur Papille werdende Mesodermparthie. Sehr oft kommt es vor, wie schon oben bemerkt, dass ein funktionirender Zahn überhaupt keinen Ersatzzahn hat; er wird resorbirt,

verschwindet und nirgends ist die Spur eines Ersatzzahnes zu sehen. Es entstehen eben hier neue Zähne zwischen den alten da und dort, wo sie gerade Platz finden.

Hier am Gaumen haben wir also die primitivsten Verhältnisse der Zahnentwicklung; das gesammte Mundhöhlen- resp. Gaumenepithel ist noch im Stande, ganz regellos Zahnanlagen zu bilden.

Cyprinus Carpio L.

Die Entwicklung der Zähne bei den Cyprinoiden wurde bisher noch nicht einer Untersuchung unterworfen. Dagegen bearbeiteten Heincke in den 70er Jahren und Hoppe in allerletzter Zeit die Ersatzzähne der Cyprinoiden histologisch.

Nachdem es mir gelungen war, Eier von Cyprinus Carpio zu erlangen, konnte ich daran gehen, eine fortlaufende Serie von Karpfenembryonen in Pikrin-Sublimat (Pikrinsäure: 1, Sublimat: 1, aqua dest.: 2) zu fixiren, um die Zahnentwicklung derselben zu studiren.

Ganz kurz werde ich hier, ebenso wie beim Hechte, den anatomischen Bau der Bezahnung am ausgewachsenen Karpfen näher beschreiben. Siebold schreibt in seinem Werke: „Ueber die Süsswasserfische von Mitteleuropa“ folgendes über Cyprinus Carpio L: „Mund endständig mit 4 Bartfäden an der Oberkinnlade; 5 Schlundzähne mit zum Theil flacher und mehrfach gefurchter Krone in 3 Reihen gestellt, und zwar auf jedem Schlundknochen in der Formel 1, 1, 3“. Er bemerkt weiter, dass die Schlundzähne des Karpfens, welcher sich meist von zersetzten Pflanzenstoffen und Schlamm ernährt, sich abschleifen mit Ausnahme des vordersten Zahnes, der seine sphärische Krone stets beibehält und mit der Zeit, wie die Backenzähne der Wiederkäuer und vieler Nagethiere, an den Seiten ihrer Krone einen unorganisirten braunschwarzen Ueberzug erhalten, wobei auch die Furchen der abgeschliffenen Kauflächen ebenfalls mit dieser braunschwarzen Substanz ausgefüllt werden. Jedenfalls setze sich diese Kruste nach Art des Weinsteins von den Futterstoffen ab, da die Zähne der Karpfen bei ihrer Entwicklung ganz rein und ungefärbt aus den Zahnsäckchen hervortreten. Die Furchen sind meistens doppelt und dreifach auf den Kauflächen der Schlundzähne vorhanden und stellen zackige Linien dar. —

Bei meinen Untersuchungen fand ich die ersten Spuren einer Zahnentwicklung in der 85ten Stunde nach der Befruchtung auftreten und zwar nur am unteren Schlundknochen, während Ober- und Unterkiefer zahnlos sind. Anders als beim Hechte legen sich bei Cyprinus die ersten Zähnchen an; sie entwickeln sich nämlich nicht nach placoidem Typus, sondern nach Art der Ersatzzähne in der Tiefe des Mesoderms. Der Grund hiefür dürfte wohl in mechanischen Verhältnissen zu suchen sein. Da nämlich die jungen Embryonen schon sehr früh-

zeitig das Ei verlassen und sehr bald den Dottersack verlieren, sind dieselben schon sehr zeitig angewiesen, Nahrung von aussen aufzunehmen. Wenn nun die ersten Zähnchen auf der Oberfläche sich entwickeln würden, wären sie allen mechanischen Einflüssen beim Nahrungserwerb ausgesetzt; ihre Entwicklung könnte dadurch nicht nur gehindert, sondern auch ganz unmöglich gemacht werden. —

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Befunde über.

Bei zwei Embryonen, je 85 Stunden nach der Befruchtung fixirt, erhielt ich wesentlich differente Bilder, erklärlich durch die oft beobachtete Thatsache, dass gleichalterige Embryonen, sei es in Folge äusserer oder irgend anderer Ursachen verschiedene Entwicklungsgrade zeigen können.

Bei dem in der Entwicklung etwas zurückgebliebener Karpfenembryo ist das Schlundepithel an zwei Stellen etwas verdickt; die

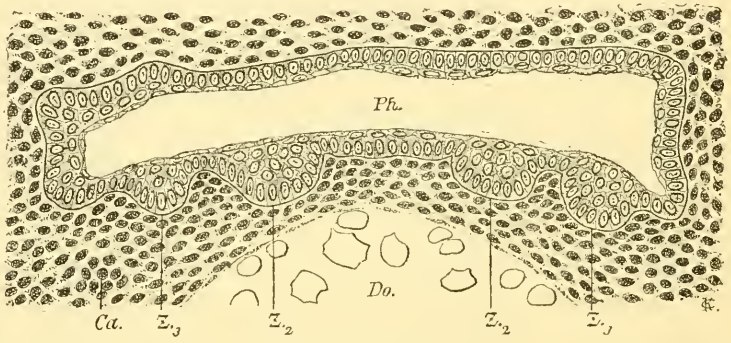


Abbildung 10.

Cyprinus Carpio L. Embryo, 85 Stunden nach der Befruchtung. 0,4 cm lang. Z_2 u. Z_3 erste Anlage der Schlundzähne in Form von halbkugeligen Epithelzapfen. *Ca* = erste Spur der Knorpelanlage. *Ph* = Pharynx. *Do* = Dottersack. Vergrösserung = 375.

untersten cylindrischen Zellen verlängern sich und bohren sich in das unterliegende Mesoderm ein. Auf jeder Seite sehen wir zwei Epithelzapfen. Die Bindegewebszellen antworten mit Vermehrung von Rundzellen. Knorpel ist eben in Entstehung begriffen. Der Dottersack ist noch vorhanden. Die beiden Zahnanlagen sind Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres.

Das höher entwickelte Thier von gleichem Alter zeigt auf beiden Seiten auch bloss die 2 Zahnanlagen, entsprechend Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres; doch sind dieselben schon in weit höherem Maasse entwickelt. Der Zahn 2 (auf der rechten Seite der Abbildung) hat bereits eine Bindegewebspartie, die spätere Papille, umwachsen. Zahn 3 der linken Seite, Zahn 2 und 3 der rechten Seite sind viel tiefer ins Mesoderm hineingewuchert, als es bei dem erst beschriebenen Stadium

der Fall war. Zahn 2 der linken Seite ist von allen Zahnanlagen noch am geringsten entwickelt, d. h. die Anlage ist noch am wenigsten ins Mesoderm eingewuchert; dieselbe steht auf gleichem Stadium wie die Zahnanlagen beim ersteren Thiere. Die dritten Zahnanlagen haben beiderseits bereits verhältnissmässig grosse Papillen umwachsen, welche jedoch auf Abbildung 11 nicht wahrnehmbar sind. Der Knorpel dagegen ist hier schon typisch entwickelt, während er beim erst beschriebenen Embryo noch in Entwicklung begriffen war. Hieraus lässt sich der Schluss ziehen, dass Zahnanlagen und Knorpel bei Cyprinus zu gleicher Zeit sich bilden.

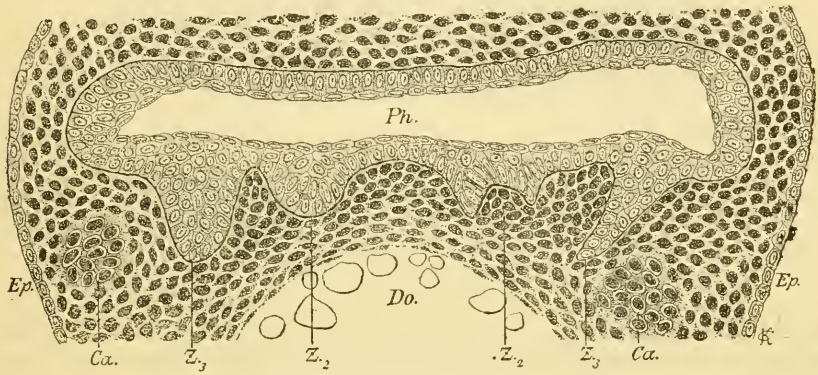


Abbildung 11.

Cyprinus Carpio L. Embryo 85 Stunden nach der Befruchtung. 0,4 cm lang. Dieselben Zahnanlagen wie in voriger Abbildung weiter entwickelt. Z_2 rechts hat bereits eine Bindegewebspapille umwachsen. Z_3 beiderseits peripher getroffen. *Ca* = Knorpel. *Do* = Dottersack. *Ph* = Pharynx. *Ep* = Epithel der Körperoberfläche. Vergrösserung = 375.

Das nächst folgende Stadium ist 28 Stunden älter. Hier sehen wir die beiden Zahnanlagen, nämlich Zahn 2 und 3 des erwachsenen Thieres, bereits mit einem Zahnscherbchen belegt. Dazu kommt noch eine weitere Zahnanlage nach rückwärts, nämlich Zahn 4 des späteren Thieres. Dieser ist zwar schon mit einer deutlichen Papille versehen; doch besitzt er noch kein Dentinscherbchen. Die Zahnanlage 4 steht auf dem glockenförmigen Stadium; auf der rechten Seite ist sie auf der Abbildung 12 im Längsschnitte getroffen, links dagegen im Schiefschnitte.

17 Stunden später ist Zahn 3 beiderseits vollständig ossificirt. Der Zahnsockel ist eben im Begriffe, sich zu bilden. Zahn 3 der linken Seite zeigt allerdings in der basalen Region nur eine Verdickung; rechts dagegen hat sich schon ein kleiner Sockel gebildet. Knochen-

bälkchen ziehen sich beiderseits vom basalen Theile der Verknöcherung zum Knorpel hin. Diese Verhältnisse werden bei einem späteren Stadium besser zur Beobachtung gelangen. Zahn 3 ist beiderseits auf

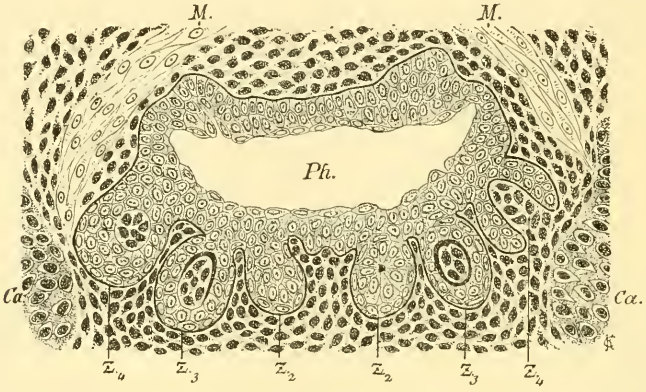


Abbildung 12.

Cyprinus Carpio L. Embryo 113 Stunden nach der Befruchtung. Z_2, Z_3, Z_4 = zweiter, dritter u. vierter Schlundzahn. *Ca* = Knorpel. *Ph* = Pharynx. *M* = Muskelfasern.
Vergrösserung = 375.

der Abbildung 13 längs getroffen. Beide Zähne sind noch nicht durchgebrochen; die Epithelscheide liegt noch prall auf dem Zahnbeinkegel

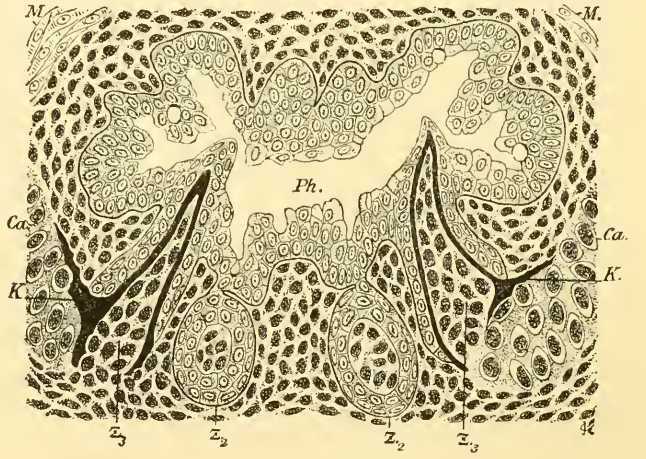


Abbildung 13.

Cyprinus Carpio L. Embryo 130 Stunden nach der Befruchtung. 0,6 cm lang. Z_2 = zweite Zahnanlage im Schiefschnitte getroffen. Z_3 = dritte Zahnanlage im Längsschnitte getroffen.
K = Knöcherner Zahnsockel. *Ca* = Knorpel. *Ph* = Pharynx. *M* = Muskelfasern.
Vergrösserung = 375.

auf. Die Zahnanlagen besitzen also auch bei den Karpfen in diesem Stadium noch keinen Schmelz. Die Odontoblasten liegen in der Pulpahöhle ziemlich regellos; ihre Gestalt ist oval.

Zahn 2 zeigt noch kein Dentinscherbchen, aber eine sehr ansehnliche Papille. Beiderseits ist Zahn 2 auf der Figur 13 quer getroffen abgebildet. —

Nach weiteren 7 Stunden entwickelt sich der erste Zahn und gehen ihm also Z_2, Z_3 und Z_4 in der Entstehung voraus. Auf der beigegebenen Abbildung sehen wir den einen rechts axial getroffen; es ist das sogenannte glockenförmige Stadium mit deutlich ausgebildeter

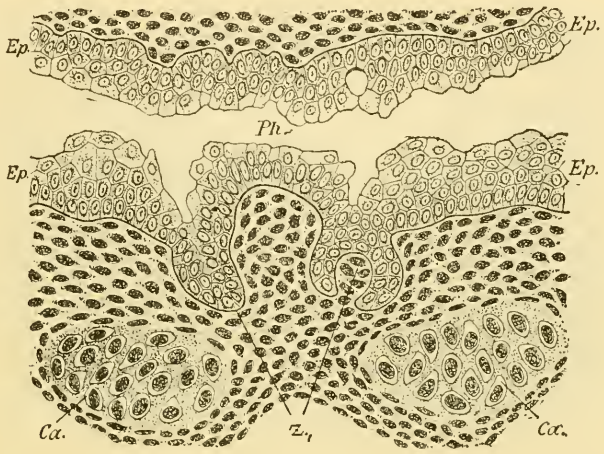


Abbildung 14.

Cyprinus Carpio L. Embryo 137 Stunden nach der Befruchtung. 0,8 cm lang. Z_1 = vorderste Zahnanlage, links in Gestalt eines Epithelzapfens; rechts ist bereits eine Papille umwachsen.
Ph = Pharynx. *Ep* = Schlundepithel. *Ca* = Knorpel.
Vergrösserung = 375.

Papille. Die Zahnanlage der linken Seite ist peripher getroffen und erscheint deshalb als einfacher Zapfen ohne Papille.

Am 8. Tage nach der Befruchtung sehen wir beim Karpfen die Zähne schon vollständig verkalkt; zum Theil haben sie bereits das Schlundepithel durchbrochen. Auf der Abbildung 15 bemerken wir Zahn 2 und 3 rechts mit einem knöchernen Sockel. Da die beiden Sockel zusammenstossen, scheint es, als ob die Zähnchen selbst verschmolzen wären, was natürlich nicht der Fall ist. Auch kann man, wie schon früher beim Hecht beschrieben, sehen, wie die Verknöcherung vom Zahnsockel successive weiter geht, Zelle um Zelle umschliessend, zum Knorpel zieht und diesen allmälig durch Knochenbildung verdrängt. Auch auf der linken Seite finden wir die gleichen Verhältnisse,

wie sie eben beschrieben wurden; nur ist auf dem Schnitte Zahn 2 mehr peripher getroffen und ebenso in der Abbildung wiedergegeben. Die Odontoblasten, welche der Pulpa anliegen, sind grosse ovoide Zellen mit grossem Kern, deren Zellleib zu Fortsätzen ausgezogen ist.

Es dürfte von Interesse sein, hier einiges über die Verknöcherung des Schlundbogens beizufügen.

Heincke schreibt, es habe ihn sehr überrascht, dass er nirgends eine Spur des jeden Visceralbogen zugrunde liegenden Knorpels im Schlundknochen entdecken konnte, selbst nicht bei 2—3 cm langen Thieren. Der Primordialknorpel muss nach seiner Ansicht schon sehr frühzeitig

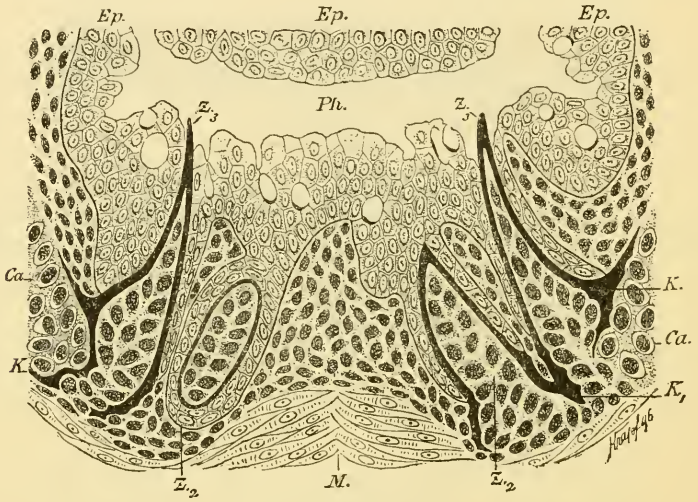


Abbildung 15.

Cyprinus Carpio L. Embryo 8 Tage nach der Befruchtung. Z_2 u. Z_3 rechts bereits mit ihren knöchernen Basalsocken K verwachsen.
Ca = Knorpel. M = Muskelfasern. Ph = Pharynx. Ep = Schlundepithel.
Vergrösserung = 375.

verschwinden, oder hier Knochenbildung o h n e präformirten Knorpel stattfinden.

Hoppe bemerkt hiezu folgendes: „Da es mir trotz vielfacher Bemühung nicht gelang, ganz junge Exemplare des Fisches zu erhalten, konnte ich nicht nachweisen, inwieweit der Knorpel an der Bildung des Schlundknochens betheiligt ist.“

Ich bin nun in der Lage, an der Hand meiner Präparate eine bestimmte Entscheidung dahin zu treffen, dass bei Cyprinus an Stelle des späteren Schlundknochens ursprünglich eine Knorpelspange vorhanden war. Der Knorpel wird vom Bindegewebsknochen allmälig umwachsen und soweit resorbirt, dass beim erwachsenen Thiere keine Spur des Knorpels mehr vorhanden ist. Was die Odontoblasten be-

trifft, so wendet sich Hoppe gegen Heincke, der über diese Zellen folgendes schreibt: „Bevor ich einige Stadien der Dentinentwicklung näher beschreibe, will ich gleich zu Anfang Leydig gegenüber eine Thatsache betonen. Niemals habe ich bei den Cyprinoiden ein Stadium der Papille angetroffen, wo vor Bildung des ersten Dentinscherbchens unterhalb der Schmelzmembran, und von dieser durch eine Spalte getrennt, ein Epithel die Oberfläche bedeckte, das irgendwie die Schmelzmembran oder überhaupt Epithelzellen, wie sie in den untersten Schichten der Schleimhaut vorzukommen pflegen, verglichen werden könnte. Ebenso wenig unterscheiden sich die obersten Zellen der Papille in irgend einem Stadium derselben, welches vor der Bildung des ersten Dentins liegt, von den übrigen Zellen derselben auch nur durch die geringsten Eigenthümlichkeiten. Vielmehr tritt bei der Entwicklung der Cyprinoidenzähne der mit der Ansicht von Leydig über die Zahnentwicklung durchaus unverträgliche Umstand ein, dass zu einer Zeit, wo die Schmelzzellen schon längst ihre charakteristische Form erlangt haben und schon ein bedeutender Theil von Dentin gebildet ist, die das letztere bildende Zellen weder eine Spur von längerer Form noch regelmässiger Anordnung erkennen lassen. Beides finden wir bei unseren Fischen erst in einer viel späteren Periode der Zahnentwicklung."

Hoppe schreibt dagegen: „Wenn ich auch mit Leydig nicht geradezu von einem Epithel an der Peripherie der Pulpa sprechen will, so haben doch die die Papille begrenzenden Zellen mit ihrer etwas gestreckten ovalen Form immerhin eine Aehnlichkeit mit Epithelzellen. Jedenfalls gehen die Zellen, welche die Aussenschicht der Papille bilden, schon vor der ersten Dentinbildung gewisse Veränderungen ein."

Nach den Befunden meiner Präparate neige ich mich mehr auf Seite Heincke's; denn die Zellen sowohl vor, als nach der Dentinbildung haben absolut nichts epithelähnliches. Die Pulpazellen sind etwas grösser und ovoider, als die Mesodermzellen zu sein pflegen; doch sind sie immerhin als solche zu erkennen. Eine regelrechte Anordnung findet man auch höchst selten; auf keinen Fall ist eine solche Anordnung der Zellen etwas Herkömmliches. Mit einem Worte: Die Odontoblasten der jungen Zähne von Karpfen und Hechten haben ganz die Gestalt der Osteoblasten.

Ersatzzähne von Cyprinus Carpio L.

Die Ersatzzähne des Karpfens beginnen sich am 11. Tage nach der Befruchtung anzulegen.

Die Ersatzzähne des Karpfens entwickeln sich genau nach dem Typus der Entwicklung der Ersatzzähne beim Hechte. Auch hier ist keine Spur von einer gemeinsamen Schmelzleiste zu bemerken; die

Ersatzzähne entwickeln sich sammt und sonders an von einander getrennten Epithelzapfen. Aus der beigefügten Abbildung können diese Verhältnisse genau ersehen werden.

Wir bemerken hier 4 funktionirende Zähne, von denen 3 mit Ersatzzähnen versehen sind. Auf der linken Seite der Abbildung sehen wir eine ganz junge Zahnanlage sich entwickeln; es ist dies der 5. Zahn. Derselbe ist schief getroffen und zeigt bereits eine deutliche Papille, doch noch keine Spur von einem Dentinscherbchen. Es ist diese späte Entwicklung nicht sehr merkwürdig, da bekanntlich bei den Cyprinoiden dieser letzte Zahn nie konstant vorkommt.

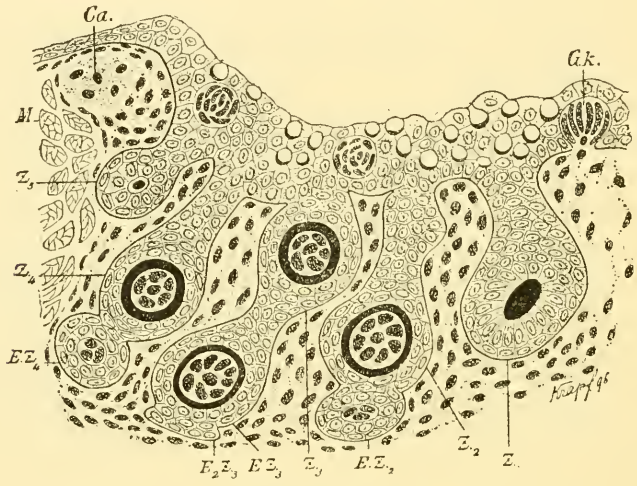


Abbildung 16.

Cyprinus Carpio L. Embryo 12 Tage nach der Befruchtung. Flächenschnitt durch die fünf Schlundzähne: Z_1—Z_5 sammt ihren Ersatzzähnen EZ_2, EZ_3 u. EZ_4. Der dritte Zahn Z_3 zeigt bereits die erste Anlage eines zweiten Ersatzzahnes E_2Z_3. Vergrösserung = 375.

Ebenso wie beim Hecht finden wir auch hier, dass jeder Zahn seinen gesonderten Epithelzapfen in die Tiefe des Bindegewebes sendet, an welchem sich die Ersatzzähne bilden. Je jünger die Ersatzzahnanlage ist, desto näher steht sie dem Schmelzorgan des funktionirenden oder vorhergehenden Zahnes.

Zahn 3 (auf Abbildung 16) hat sogar 2 Ersatzzähne, ein Verhalten, wie wir es schon beim Hechte beobachtet haben. Die zweite Ersatzzahnanlage ist so klein, dass sie sehr leicht übersehen werden kann; sie erscheint nur als eine Verdickung des Epithelorgans des ersten Ersatzzahnes.

Die Ersatzzähne von Zahn 2 und 4 sind mit grosser Mesodermpapille versehen, doch noch nicht ossificirt.

Die erste Ersatzzahnanlage von Zahn 3 ist dagegen schon deutlich verkalkt und bereits von ansehnlicher Grösse. Die zweite Ersatzzahnanlage desselben Zahnes ist jedoch erst in der frühesten Entwicklung begriffen; sie zeigt noch keine Bindegewebspapille.

Zum Schlusse werde ich in gedrängter Kürze die gefundenen Resultate bei meinen Untersuchungen über Zahnentwicklung der Esociden und Cyprinoiden aufzählen.

Zusammenstellung der erhaltenen Resultate.

A. bei Esox lucius L.:

I. 23 Tage nach der Befruchtung tritt die Zahnentwicklung auf und zwar sowohl im Oberkiefer, als im Unterkiefer.

II. Es legen sich im Oberkiefer 3 Zahnanlagen, im Unterkiefer 2 Zahnanlagen an.

III. Die ersten Zähnchen entwickeln sich bei Esox nach placoidem Typus, genau wie die Placoidschuppen der Haifische und die ersten Zähnchen beim Krokodil.

IV. Die jungen Zähnchen besitzen noch keinen Schmelz, aber sehr wahrscheinlich ein Schmelzoberhäutchen.

V. Verkalktes Zahnbein ist das erste Hartgewebe, welches beim Hecht auftritt. Die ersten Knochenbälkchen des Kiefers bilden sich erst später im Anschlusse an den Basalsockel der fertigen Zähnchen.

VI. Die Ersatzzähne entstehen am Ober- bezw. Unterkiefer anders als am Gaumen.

VII. Am Ober- wie am Unterkiefer entstehen die Ersatzzähne an einzelnen von einander getrennten Zapfen. An jedem Zapfen bilden sich hinter einander mehrere Zahnanlagen von verschiedenem Alter.

VIII. Von der Epithelscheide eines funktionirenden Zahnes gehen hie und da 2 Epithelzapfen ab; es treten also an die Stelle des einen funktionirenden Zahnes zukünftig zwei Zähne.

IX. Der Ersatzzahn steht mit seinem Vorgänger in sehr naher Beziehung; doch ist der Zusammenhang ein rein örtlicher.

X. Die Odontoblasten des jungen Zahnes haben das Aussehen der Osteoblasten; die Odontoblasten des ausgewachsenen Zahnes haben nahezu cylindrische Form.

XI. Beim erwachsenen Zahne findet sich stellenweise eine Schmelzpulpa.

XII. Am Gaumen findet der Zahnersatz ganz regellos statt, immer dort, wo gerade Platz ist. Die Gaumenzähne werden resorbirt, ohne dass ein Ersatzzahn an die gleiche Stelle tritt.

XIII. Eine völlige Abschnürung der funktionirenden Kieferzähne von ihrem epithelialen Ersatzzapfen tritt nie ein. Die Epithelscheide des funktionirenden Zahnes bleibt stets in Verbindung mit ihrem entsprechenden Ersatzzapfen.

B. Cyprinus Carpio L.

XIV. 85 Stunden nach der Befruchtung zeigen sich die ersten Zahnanlagen im unteren Schlundbogen.

XV. Die ersten Zähnchen legen sich in der Tiefe des Mesoderms an.

XVI. Die jungen Cyprinoidenzähnchen besitzen noch keinen Schmelz.

XVII. Die Ossifikation des zahntragenden Knochens geht von den Zahnsockeln aus.

XVIII. Der erste Zahn entwickelt sich erst dann, nachdem die nächstfolgenden drei schon fertig gebildet sind.

XIX. Der fünfte Zahn entsteht, nachdem die übrigen mit Ausnahme des ersten bereits Ersatzzähne gebildet haben.

XX. Die Ersatzzähne entwickeln sich beim Karpfen, wie die Ersatzzähne des Hechtes am Ober- bezw. Unterkiefer, nämlich an einzelnen getrennten Zapfen.

XXI. Für einen funktionirenden Zahn sind hinter einander an dem Ersatzzapfen oft gleichzeitig zwei Ersatzzähne verschiedenen Alters vorhanden.

Histologischer Theil.

Die gesammte Histologie der Fischzähne zu bearbeiten, habe ich deshalb unterlassen, weil sich wohl nur eine Bestätigung bereits bekannter Thatsachen ergeben haben würde. Deshalb habe ich mich nur auf einige Punkte beschränkt, über welche bisher noch keine Uebereinstimmung herrscht.

Schmelz.

Eine viel umstrittene Frage ist diejenige nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Schmelzes bei Fischzähnen. Nach Owen fehlt, wie ich schon im ersten Theile der Arbeit citirte, den meisten Fischen wirklicher Schmelz. Die äussere homogene Schicht, welche besonders bei den Zähnen der Haifische häufig vorkommt, ist ein strukturloses oder nur von ganz feinen Röhrchen durchzogenes Dentin.

Retzius glaubte, dass die Zähne des Esox von einer dünnen Schmelzhaut bedeckt seien, konnte dieselbe aber nicht nachweisen.

Aehnlich erging es Waldeyer, der ebenfalls ein Schmelzhäutchen beim Hechtzahne vermuthete.

Heincke war der erste, der wirklichen Schmelz bei Hechtzähnen nachwies. Seine Ausführung hierüber ist folgende:

„Alle Zähne des Hechtes haben wirklichen Schmelz. Derselbe ist von einer gelblich-braunen Farbe und bekleidet nur in sehr geringer Masse die äusserste Spitze des Zahnes. Während der Schmelz an den Cyprinoidenzähnen nie eine bedeutende Härte erlangt und nach dem Durchbruche des Zahnes bald von der Oberfläche desselben abgerieben wird, erreicht dagegen der Schmelz der Hechtzähne eine bedeutende Härte und erhält sich das ganze Leben des Zahnes hindurch. Seine äusserste Schicht setzt sich als feines strukturloses Häutchen noch eine Strecke von der Spitze aus auf den Zahn fort."

Seitdem O. Hertwig 1874 seine grundlegende Arbeit über Schuppen und Zähne der Haie publicirte, nahm man allgemein an, dass alle Fischzähne echten Schmelz besitzen. Thatsächlich aber hat O. Hertwig nur den indirekten Beweis zu führen gesucht, dass die Haifische wirklichen Schmelz haben könnten.

O. Hertwig weist nur nach, dass die von Owen Vitrodentin genannte Schicht manche besondere microchemische und histologische Eigenthümlichkeiten aufweist und dass kein zwingender Grund vorliegt, diese Schicht nicht als Schmelz zu betrachten.

Die neuesten Untersuchungen Röse's, die mir im Manuskripte vorlagen, führen nun aber den Beweis, dass die Haifische thatsächlich keinen Schmelz, sondern nur ein dem Zahnbeine direkt aufliegendes Schmelzoberhäutchen besitzen.

Sternfeld hat sich vermuthlich durch O. Hertwig's Angaben verleiten lassen, die ganze Aussenschicht des Dentins beim Hechtzahne als Schmelz anzusehen und zwischen die parallel verlaufenden Dentinröhrchen nicht vorhandenen Schmelzprismen einzuzeichnen.

Sternfeld hat auch die von Heincke beschriebene strukturlose Schicht wirklichen Schmelzes gesehen und schliesst daraus: „Der Schmelz des Hechtzahnes besteht demnach aus zwei Schichten, einer inneren aus Schmelzprismen bestehenden und einer äusseren homogenen."

Die Resultate meiner Untersuchungen über den Schmelz des Hechtzahnes stimmen vollständig überein mit den Resultaten, die Heincke bei seinen Untersuchungen gefunden hat. Jeder vom Epithel abgeschiedene echte Schmelz löst sich in starker Säure vollständig auf, oder hinterlässt eine geringe Menge körniger, organischer Substanz. Bleibt dagegen nach der Entkalkung des betreffenden Gewebes eine zusammenhängende Gewebsmasse mit Einschluss leimgebender Fibrillen zurück, dann handelt es sich um ein bindegewebiges Produkt, um Zahnbein. Enthält ein derartiges Zahnbein nur sehr wenige leimgebende Fibrillen, dagegen aussergewöhnlich viele Kalksalze, dann färbt es sich nicht mehr mit Anilin- oder Karminfarben und löst sich in starken Säuren in einzelne Stücke auf, wie dies O. Hertwig schon beschrieben

hat. Die Art und Weise der Auflösung des dicht verkalkten Dentins in starken Säuren ist wesentlich anders, als diejenige des Schmelzes; letzterer löst sich meist völlig auf, wie Zucker im Wasser, während beim ersten Gewebe immer grössere und kleinere Theilstücke zurückbleiben.

Die dicke Aussenschicht der Hechtzähne mit parallel verlaufenden Kanälchen ist aber, genau ebenso wie die Aussenschicht der Haifischzähne, Zahnbein und kein Schmelz, wie Sternfeld es annimmt. Zunächst lässt sich entwicklungsgeschichtlich nachweisen, dass die parallel verlaufenden Kanälchen wirkliche Dentinkanälchen sind, die von Ausläufern der Odontoblasten durchzogen werden. Das betreffende Gewebe ist auch von, allerdings spärlichen, leimgebenden Fibrillen durchzogen und erscheint darum dichter verkalkt. Quere Verbindungsästchen als Ueberbleibsel der unverkalkten fibrillären Grundsubstanz sind zwischen den parallel verlaufenden Enden der Zahnbeinkanälchen nicht vorhanden. Deshalb kann man sich sehr leicht täuschen und zwischen den Kanälchen wirkliche Schmelzprismen eingelagert sehen. Besonders dann, wenn, wie dies öfters vorkommt, die Aussenschicht des Dentins beim Schneiden von der inneren Masse desselben Gewebes losgelöst ist.

Macerirt man ganze Zähne vom Hecht in dünner Kalilauge, durchtränkt dieselben mit Toluol und schliesst sie in Canadabalsam ein, so hebt sich die schmelzbedeckte Spitze des Zahnes durch ihre gelblichbraune Farbe vom übrigen Zahne ab. Es zeigt sich nun, dass die Schmelzbedeckung sogar bei grossen Kieferzähnen nur auf die äusserste Spitze beschränkt ist und etwa $^1/_{20}$—$^1/_{10}$ mm weit von der Spitze nach unten sich herab erstreckt. Die Dicke des Schmelzes an der äussersten Spitze betrug an einem gut gelungenen Schliffe eines grossen Kieferzahnes 0,007 mm. Weiter nach unten verdünnt sich der strukturlose Schmelz in eine anfangs 0,002, zuletzt 0,001 mm dicke Schicht, welche allmälig, ohne scharfe Grenze in das Schmelzoberhäutchen übergeht. Dieses bedeckt die gesammte Basis des Zahnes, soweit derselbe in seiner Aussenschicht aus echtem Zahnbeine besteht.

Die neueren Forscher, insbesonders v. Ebner und Röse, haben bewiesen, dass die sogenannte Cuticula oder das Schmelzoberhäutchen nur die äusserste unvollkommen verkalkte, dafür aber in eine eigenartige, keratinähnliche Masse umgewandelte Schmelzschicht ist. Man nimmt an, dass das Schmelzoberhäutchen entweder gar nicht oder nur in geringem Maasse verkalkt ist. Ist der Kalkgehalt etwas stärker, dann wird das Schmelzoberhäutchen doppelt brechend und kann dann als rudimentäre Schmelzschicht aufgefasst werden. Im Allgemeinen ist das Schmelzoberhäutchen bei höheren Wirbelthieren etwa 0,001 mm dick. Ich vermuthe, dass die 0,002 mm dicke rudimentäre Schmelzschicht beim Hechte in ihrem inneren Theile mehr dem fertig verkalkten Schmelz, im äusseren Theile mehr dem keratinähnlichen Schmelzoberhäutchen

entspricht. Mit Sicherheit lässt sich jedoch diese Frage nicht entscheiden. Es handelt sich auch hier nur um eine Namensfrage, da nach Röse das Schmelzoberhäutchen entweder die erste Anfangsstufe (Haifische) oder der letzte Rest (Edentaten) des Schmelzes ist.

Auch bei den Cyprinoidenzähnen ist die Schmelzfrage noch nicht entschieden. Heincke konnte bei ausgebildeten Cyprinoidenzähnen keinen Schmelz mehr nachweisen, fand aber Spuren desselben während der Zahnentwicklung.

Hoppe deutet die zuerst gebildete, äussere Zahnbeinschicht auf der Spitze der Zähne von $^1/_{20}$ mm Dicke als Schmelz. Dem gegenüber kann ich wiederum die Richtigkeit der Beobachtung von Heincke bestätigen. Auf durchgebrochenen funktionirenden Zähnen von Karpfen lässt sich keine Spur von Schmelz nachweisen. Dagegen findet man in vorsichtig entkalkten Zahnkeimen hie und da unmittelbar auf dem Zahnbein eine Schicht körniger Detritusmasse. Sie bildet den letzten Rest des abgeschiedenen, aber noch nicht fertig verkalkten Schmelzes, der noch reich an organischer Masse ist. Aus der Sammlung Dr. Röse's standen mir zwei Dünnschliffe durch einen eben vollendeten, aber noch nicht durchgebrochenen Zahn von Leuciscus Meidingeri zur Verfügung. Aus diesen Schliffen hebt sich eine dünne, doppelbrechende Schmelzschicht, besonders im polarisirten Lichte, scharf von dem darunter liegenden Zahnbein ab. Die Schicht ist durchschnittlich nur 0,002 mm dick und verdickt sich an einer Stelle an der Seite des Zahnes auf 0,004 mm. Es besitzen also die Zähne der Cyprinoiden, ähnlich wie die Basis der Hechtzähne, einen rudimentären Schmelzbelag.

Zahnbein.

Das Zahnbein der Cyprinoiden ist ein echtes, einseitig wachsendes Dentin, wie es die Säugethiere und Saurier besitzen. Die Pulpahöhle ist einheitlich. Die letzten Ausläufer der Zahnbeinkanälchen verlaufen ähnlich wie beim Hecht parallel zu einander und sind durch keine Seitenästchen unverkalkter Grundsubstanz verbunden.

Der Aufbau des Hechtzahnes ist dagegen viel komplicirter und gleicht vollständig demjenigen vieler Haifische. Durch Entwicklung zahlreicher Hartgewebsbälkchen frei im Innern der Pulpa ist der einheitliche Pulparaum in zahlreiche sekundäre Hohlräume gespalten. Owen nannte ein derartiges Zahnbein Vasodentin = Gefässzahnbein. Im Jahre 1878 wies jedoch Tomes darauf hin, dass bei zahlreichen Knochenfischen, insbesondere aus der Klasse der Gadiden und Pleuronectiden ein Zahngewebe vorkommt, welches allein den Namen Vasodentin verdient.

Meine Untersuchungen an Gadus morrhua und Gadus aeglefinus haben die Richtigkeit der Tomes'schen Ausführungen bestätigt. Es findet sich hier ein einseitig wachsendes Zahnbein mit einheitlicher Pulpahöhle, welches jedoch ein Netz von gleich weiten Kanälen ent-

hält, in welchem Blutkapillaren verlaufen. Für dieses Zahnbein allein möchte ich im Vereine mit Tomes und Röse den Namen Vasodentin gewahrt wissen. Das Zahnbein des Hechtes dagegen besteht zwar ebenfalls aus einer dünnen Rinde von einseitig wachsendem echten Zahnbein, aber schon nach kurzer Zeit hört das Wachsthum dieses Zahnbeines auf. Dann schiessen, wie Tomes sehr richtig angiebt, verkalkende Trabekeln rapid vom Innern der primitiven Dentinkappe durch die gesammte Substanz der formativen Pulpa. Das später entstehende Kanalsystem aber verdankt sein Zustandekommen der Verschmelzung jener Trabekeln mit Zurücklassung von Interstitialräumen. Tomes nennt dieses trabekuläre Hartgewebe, welches unabhängig von der Odontoblastenschicht frei im Innern der Pulpa entsteht, Osteodentin. Der Autor hält das Vorhandensein oder Fehlen von eingeschlossenen Knochenzellen für nebensächlich. Sternfeld beschreibt die Struktur des trabekulären Kernes vom Hechtzahn ganz richtig als ein Gewebe, welches zwischen dem knochenkörperchenfreien Bindegewebsknochen des Wurzelstückes und dem wahren Dentin die Mitte hält. Danach konnte man erwarten, dass Sternfeld das Gewebe, welches zwischen wirklichem Knochen-Os und wirklichem Zahnbein-Dentin die Mitte hält, gleich Tomes als Osteodentin bezeichnen würde. Merkwürdiger Weise aber zieht Sternfeld die alte Owen'sche Bezeichnung Vasodentin dem Osteodentin vor. Mit diesem Namen hat aber Owen die ganze Zahnbeinmasse des Hechtzahnes einschliesslich der Rindenschicht und der verzweigten Pulpa bezeichnet. Diese Rindenschicht besteht aber aus echtem Zahnbein.

Der Name Vasodentin ist, wie oben bereits bemerkt, für das wirkliche Gefässzahnbein der Gadiden etc. in Anspruch zu nehmen. Der Ausdruck Osteodentin ist nach allgemeinem Gebrauche ebenfalls bereits vergeben für ein Übergangsgewebe zwischen echtem Knochen und Zahnbeine. Somit muss für das eigenartige Balkenwerk im Inneren des Hechtzahnes eine neue Bezeichnungsweise geschaffen werden. Röse hat dafür den sehr treffenden Namen „Trabeculardentin" aufgestellt. Röse's Untersuchungen werden in Kürze in extenso veröffentlicht werden, und kann ich mir darum eine Wiederholung seiner Ergebnisse ersparen.

Schliesslich möchte ich noch einen Irrthum aufklären, der Mummery bei seinen Untersuchungen über die Struktur der Gadidenzähne unterlaufen ist. Während Tomes bei Merlucius eine Schicht überaus hoher Odontoblasten abbildet, stellt Mummery an gleicher Stelle eine Schicht büschelförmiger Bindegewebsfasern dar. An gut erhaltenen Präparaten kann man sich nun mit Leichtigkeit davon überzeugen, dass die fragliche Schicht zweifellos aus ganz ungewöhnlich langen Odontoblasten besteht. Die Zellen sind so lang und dünn, dass der Irrthum Mummery's leicht begreiflich ist.

Literaturverzeichniss.

1. Born, G.: Bemerkungen über den Zahnbau der Fische: Heusinger's Zeitschrift für organische Physik, Bd. I, 1827.
2. Carlsson: Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zoologische Jahrbücher 1894. Abth. f. Morph. Bd. VIII.
3. Cuvier: Leçons d'anatomie comparée 1805.
4. Günther: Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
5. Heckel und Kner: Die Süsswasserfische der österreichischen Monarchie. Leipzig 1858.
6. Heincke: Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 23. 1873.
7. Hertwig, O.: Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschrift f. Naturw., Bd. 8. 1874.
8. Derselbe: Ueber das Zahnsystem der Amphibien etc. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1874.
9. Hertz: Ueber den feineren Bau der Entwicklung der Zähne. Greifswald. Virchow's Archiv, Bd. 36.
10. Hoppe: Untersuchungen über den Kauapparat des Cyprinoiden Leuciscus Rutilus. Deutsche Monatsschrift f. Zahnheilkunde XIII. Jahrgang. Heft II. 1895.
11. Huxley: On the development of the teeth and on the nature and importance of Nasmyth's „persistent capsule" in: Quart. Journ. Microscop. Science, London 1853.
12. Jurine, L.: Note sur les dents et la mastication des poissons appelés Cyprins. Mémoires de la Societé de Phys. et d'Histoire nat. de Genève. Tome I Premiér Partie 1821.
13. Klaatsch, H.: Ueber die Herkunft der Skleroblasten, Morphol. Jahrbuch, Bd. II, 1894.
14. Koelliker: Ueber verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skeletes der Knochenfische. Würzburger Verhandlungen, Bd. IX. 1859.

15. Leeuwenhoek: Philos. Transact. 1678.

16. Leydig, Franz: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

17. Derselbe: Die Molche der würtenbergischen Fauna. Archiv für Naturgesch. 1867.

18. Derselbe: Die Zähne der einheimischen Schlangen nach Bau und Entwicklung. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. IX 1872.

19. Milne Edwards: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux Bd. VI. Paris 1860.

20. Mummery: Some points in the structure and development of dentine. Philosoph. Transact. Roy. Soc. Vol. 182. 1892.

21. Owen: Odontography. London 1840—45.

22. Retzius, A.: Bemerkungen über den inneren Bau der Zähne etc. Müller's Archiv 1837.

23. Röse, Carl: Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde 1892. Bd. X.

24. Derselbe: Ueber die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anzeiger 1894 Bd. IX.

25. Derselbe: Ueber die Zahnentwicklung der Krokodile. Morph. Arbeiten Bd. III. 1893.

26. Derselbe: Contributions to the histogeny and histology of bony and dental tissues. Dental Cosmos 1893.

27. v. Siebold: Die Süsswasserfische Mitteleuropas. Leipzig 1863.

28. Sirena: Ueber Bau und Entwicklung der Zähne bei Amphibien und Reptilien. Verhandlungen der phys. mediz. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge Bd. II, Heft III 1871.

29. Sternfeld, A.: Ueber die Struktur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins (Owen). Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX. 1882.

30. Tomes: On the development of the teeth of Fishes. Elasmobranchii and Teleostei in: Phil. Trans. Roy. Soc. London V. 166. London 1876.

31. Derselbe: On the structure and development of vascular dentine. Philosoph. Transact. Roy. Soc. Vol. 169. 1878.

32. Waldeyer, W.: Bau und Entwicklung der Zähne: S. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Leipzig 1871.

Ueber die Entwicklung des Knorpels des äusseren Ohres.

Von

Francis E. Münch.

(Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.)

Hierzu Tafel XIX—XXI.

Das Ziel, welches dieser Arbeit gesteckt wurde, war das Studium der morphologischen Entwickluung des Knorpels des äusseren Ohres. Speciell sollte festgestellt werden, wie die Anlage oder die Anlagen, aus denen derselbe besteht, beschaffen sind. Zugleich musste die Stellung, welche dieses Organ in phylogenetischer Beziehung zu beanspruchen hat, ins Auge gefasst werden.

Wenn auch in den letzten Jahren das äussere Ohr ein beliebtes Untersuchungsobjekt der Embryologen gewesen ist, so ist doch die Entwicklung seines Knorpels nur von wenigen selbstständig bearbeitet worden. Meines Wissens haben nur Schwalbe (1889 a, b, c) und Tatarof (1887) darüber ausführlicher geschrieben.

Um einen möglichst genauen Einblick in die Formverhältnisse des Knorpels des äusseren Ohres zu gewinnen, habe ich eine Reihe von Stadien nach der Methode von Born in Wachs modellirt. 50 μ dicke Schnitte wurden bei 20facher Vergrösserung mittelst eines Abbeschen Zeichenapparates mit einer Nadel auf 1 mm dicke Wachsplatten aufgezeichnet, dieselben ausgeschnitten und unter Zugrundelegung von Richtungslinien, die durch einen Keibel'schen Ritzer angebracht waren, genau aufeinandergepasst und zusammengeklebt. Nach dieser Methode habe ich sechs Modelle angefertigt. Vier davon, die ich mit A, C, E, F bezeichnen werde, waren aus Horizontalschnitten von Ohren hergestellt, die Embryonen von 48, 57, 96, 142 mm Scheitel-Steiss-Länge entnommen waren. Um mich von der Ungenauigkeit, die der

Schnittrichtung anhaftet, freizumachen, habe ich die symmetrischen Ohren von A und C in Frontalschnitte zerlegt und nach diesen zwei weitere Modelle hergestellt, B und D. Letztere Modelle sind namentlich zur Einsicht in die Formverhältnisse des Gehörgangs werthvoll. Ausserdem habe ich noch zahlreiche andere Schnittserien von Embryonen bis zu 19 mm Scheitel-Steiss-Länge herunter untersucht, um über eine möglichst vollständige Entwicklungsreihe zu verfügen. Welch empfindliche Lücken meine Arbeit trotzdem aufweist, weiss ich selbst nur zu wohl. Dass dieselben nicht ausgefüllt wurden, hat seinen Grund darin, dass ich mit Fragen zusammenstiess, über die unsere Kenntnisse noch keineswegs abgeschlossen sind, wie individuelle Variation der Formverhältnisse des Knorpels und Histogenese des Knorpels, andererseits auch darin, dass ich durch äussere Verhältnisse mich veranlasst sah, diese Arbeit zum Abschluss zu bringen. Immerhin glaube ich, wird sie einige neue Gesichtspunkte bringen und sie mag insofern der Publikation nicht unwerth erscheinen.

Ich werde zunächst eine Beschreibung meiner Modelle geben und zwar wird es zur Uebersicht zweckmässig sein, nicht jedes Modell einzeln zu beschreiben, sondern für jeden Abschnitt des Ohrknorpels, wie ihn die klassische Anatomie schildert, die Entwicklung vergleichend durch die ganze Reihe der Modelle hindurch zu studiren. Nach dieser Specialbeschreibung werden in einem zweiten Theil dieses fragmentarische Bild vervollständigt, zugleich weitere Detail- sowie allgemeinere Verhältnisse erörtert werden. Zum Schluss sollen dann noch einige anthropologisch interessante Maasse mitgetheilt werden.

---

§ 1.

Beschreibung.

1. Helix. — Das jüngste Stadium, welches ich untersuchte, gehörte einem Embryo von 20 mm Scheitel-Steiss-Länge an. Bei demselben bildete der Knorpel des gesammten äusseren Ohres eine einheitliche, zusammenhängende Platte. Dieselbe stellte sich dar als eine dichte Anhäufung von Zellen. An zwei Stellen waren die Zellen dichter gehäuft, weiter gewuchert, älter. Diese beiden Lokalitäten sind durch die Abwesenheit der rothen Farbe in Figur 7 angedeutet. Man erkennt hier, dass die eine der Region des Tuberculum Darwinii entspricht. Die zweite wird durch eine breite Zone dargestellt, welche

den ganzen Gehörgangsknorpel umfasst, ferner die vordere Hälfte des Muschelknorpels bis zur Höhe des Crus helicis, soweit sie vor dem Crus inferius helicis liegt, mit Ausnahme des Antitragus, dann das Crus anthelicis superius und die untere Hälfte der Fossa intercruralis. Die allgemeine Gestalt, die Modellirung und die Reliefverhältnisse waren bei den mir zu Verfügung stehenden Embryonen durchaus dieselben, soweit ihre Scheitel-Steiss-Länge zwischen 20 mm und 50 mm sich bewegte. Ich werde der Beschreibung der Formverhältnisse des Ohrknorpels in diesem Stadium einen Embryo von 48 mm Scheitel-Steiss-Länge zu Grunde legen.

Die Helix bildet hier einen bogenförmigen Streifen, der im allgemeinen senkrecht steht auf dem Muschelknorpel, d. h. direkt lateral gerichtet ist. Er beginnt vorne bei *T. I.* an einem kleinen Höcker, der sich am vorderen Rande des Muschelknorpels da befindet, wo das horizontale Crus helicis sich in die aufsteigende Helix umbiegt Tuberculum innominatum. Nach oben zu verbreitert sich die Helix und erreicht ihre grösste Breite (8 mm)[1]) in der Höhe des unteren Randes der Spina helicis. Hier ist der laterale Theil der Helix auch nach hinten etwas abgebogen. Weiterhin nimmt die Breite der Helix ascendens wieder ab bis zum Ohrscheitel und zieht dann etwa gleichmässig breit nach abwärts bis in die Gegend des Tuberculum Darwinii, wo sie sich ziemlich plötzlich abermals verbreitert. Die breiteste Stelle (9 mm) befindet sich hier genau am hervorragendsten Punkte der Darwin'schen Spitze. Dieselbe befindet sich in derselben Höhe wie der untere Rand der Spina helicis, so dass je die breiteste Stelle der Helix ascendens resp. descendens in derselben Horizontale liegt. Unterhalb der Darwin'schen Spitze wird der umgeschlagene Rand des Helix wieder schmaler und hört auf an einer Kerbe *E* des hinteren Helixrandes, welche in derselben Horizontalebene liegt wie das beschriebene Tuberculum innominatum, 18 mm von demselben nach hinten. Unterhalb dieser Einkerbung, die auch bei Affen vorkommt, buchtet sich der hintere Rand des Muschesknorpels nach hinten vor und geht so in den hinteren Rand der Cauda helicis über. Der freie Rand der Helix ist vom Tuberculum innominatum bis zum Tuberculum Darwinii abgerundet, unterhalb des letzteren zugeschärft, und zwar ist in dieser zweiten Partie der Theil oberhalb der Kerbe, der lateral gerichtet ist, zu unterscheiden von der Portion unterhalb der Kerbe, wo er direkt nach hinten schaut. Die Helix bildet hier einen bogenförmig gewölbten Knorpelstreifen, von dem der eine Rand der Muschelplatte aufsitzt, der andere frei ist und lateral blickt.

Dieselben Verhältnisse fand ich im Princip bei dem Modell, welches

---

[1]) Dieses Maass, sowie die folgenden sind, sofern nicht besonders bemerkt, die auf den bei 20facher Vergrösserung ausgeführten Modellen gefundenen.

das symmetrische linke Ohr desselben Embryo darstellte (Modell B). Die Unterschiede, welche zwischen diesem Modell und dem vorhin beschriebenen bestehen, sind wohl auf die verschiedene Schnittrichtung zurückzuführen, welche ich freilich in diesem Modell zur Beurtheilung der Verhältnisse des Muschelknorpels für ungünstiger erachte. Aber was das Charakteristische war an dem rechten Ohr, findet sich auch hier vollständig deutlich ausgeprägt wieder. (In der Figur, welche das Modell des linken Ohres wiedergiebt, ist dasselbe mehr von vorne gesehen als das rechte in Figur 1.) Auch hier steht die Helix senkrecht auf der Muschelplatte, ist lateral gerichtet. Die Verbreiterung derselben findet sich an denselben Stellen wie oben für das rechte Ohr beschrieben wurde: in der Höhe des unteren Randes der Spina helicis und am Tuberculum Darwinii. Der umgeklappte Theil der Helix hat Anfang und Ende in derselben Horizontalebene (der betreffende Abstand wird hier mit 16 mm gemessen). Am Anfang der Helix ascendens ist ein Tuberculum innominatum deutlicher erkennbar als in Modell A, eine Kerbe am hinteren Rande des Muschelknorpels weniger deutlich. Während in Modell A der Ohrscheitel einen sanft gekrümmten Bogen darstellt, ist in dem linken Ohr eine Andeutung von Satyrspitze, wie sie Schwalbe (1889a) definirt, vorhanden, indem hier der Muschelrand spitzwinklig abgeknickt ist. An dieser Stelle ist die Helix am wenigsten eingerollt, auch am schmalsten: 2 mm.

War die Helix in den beiden beschriebenen Modellen fast in ihrer ganzen Ausdehnung dargestellt durch eine Knorpelplatte, nicht bloss durch einen Rand, so ist an den älteren Embryonen eine Umkrempung des Randes nur bis zur höchsten Stelle der Ohrmuschel zu erkennen, also in der Helix ascendens. Die Darwin'sche Spitze ist an den von mir untersuchten Objekten immer vorhanden und theilt den Theil der Helix, der zwischen Ohrscheitel und Cauda helicis liegt, in zwei Abschnitte ein; einen oberhalb dieser Spitze, obere Helix; einen unterhalb derselben, absteigende Helix.

Bei dem Modell C (Fig. 3), dem das rechte Ohr eines Embryo von 57 mm Scheitel-Steiss-Länge zu Grunde liegt, ist das Tuberculum innominatum *T. I.* gut ausgeprägt und springt lateral vor. Von ihm nach oben erstreckt sich, etwas nach hinten geneigt, die Helix ascendens. Dieselbe ist im ganzen flach, eben, in der Mitte ihrer Höhe etwas cylindrisch und hier mit dem abgerundeten freien Rand nach hinten schauend. Dieser letztere ist mit zwei seichten Ausbuchtungen (Fig. 3) versehen. Die umgeklappte Helix ascendens erreicht die höchste Stelle der Ohrmuschel und setzt sich hier unter stumpfem Winkel in die obere Helix fort. Der Scheitel dieses Winkels entspricht dem Ohrscheitel und ist, wenn auch gut ausgeprägt, doch deutlich abgestumpft. Sein Abstand vom Tuberculum innominatum beträgt 29 mm. Die obere Helix bildet eine Sförmige Figur, die kurz oberhalb des Tuberculum

Darwinii durch einen kleinen spitz-zackigen nach hinten gerichteten Vorsprung unterbrochen ist. Der untere Theil der Helix descendens ist durch eine Kerbe unterbrochen, welche in den Knorpel scharf einschneidet, in derselben Horizontalen liegt wie das Tuberculum innominatum und offenbar der an Modell A geschilderten Kerbe *E* entspricht. Die Helix descendens stellt, im ganzen genommen einen winkligen, scharfkantigen, etwas ausgezackten Rand dar, in dessen Umbiegungsstelle das spitze Tuberculum Darwinii nach hinten vorspringt.

An dem Modell, welches mittelst einer frontalen Schnittserie des linken Ohres desselben Embryo hergestellt wurde (Modell D, Fig. 4), ist nur die untere Hälfte der Helix ascendens umgeklappt, etwa bis zum oberen Rande der Spina helicis. Auf diese untere, umgekrempte Hälfte steht senkrecht die obere, nicht umgeklappte. Am obersten Ende dieser letzteren Hälfte setzt sich an dieselbe unter ziemlich genau rechtem Winkel die obere Helix an, welche ziemlich geradlinig bis zur Darwin'schen Spitze verläuft. Die Helix stellt einen unbedeutend ausgezackten Bogen dar, der nach hinten konvex ist. Die Darwin'sche Spitze ist an diesem Präparat durch eine stumpfwinklige, abgestutzte Ecke angedeutet. Auch dieses Modell illustrirt die Ungenauigkeit, welche eine Frontalserie zur Veranschaulichung der Helixverhältnisse mit sich bringt.

Bei einem Embryo von 96 mm Scheitel-Steiss-Länge bildet der Helix ascendens (Fig. 5) eine sagittale Platte von der Gestalt eines stumpf winkligen Dreiecks, dessen Basis nach hinten liegt und dessen Spitze an der Wurzel der Spina helicis liegt. An der unteren Ecke dieses Dreiecks befindet sich ein wohl ausgeprägtes Tuberculum innominatum. An dieser Stelle nimmt die Helix ascendens ihren Anfang mit einem 12 mm breiten Streifen, der sich nach oben verbreitert. Der hintere Rand der Helix ascendens ist glatt, abgerundet und fliesst 27 mm unterhalb des Ohrscheitels mit dem vorderen Rande des Muskelknorpels zusammen, so dass hier nur ein verhältnissmässig geringer Theil der Helix umgekrempt ist. Diese umgeklappte Partie erreicht in der Höhe der Spina helicis auch ihre grösste Breite mit 25 mm. Gleich oberhalb dieser Partie ist die Helix ascendens lateral vorgebuchtet, entsprechend dem Crus inferius anthelicis. Unterhalb dieser Vorwölbung der Helix ascendens trifft man auf eine dreieckige Perforation des Knorpels. Diese Rima helicis, wie sie Albinus nennt, hat einen 5 mm langen, sagittalhorizontalen oberen Rand, einen vorderen und einen hinteren, 10 mm langen Rand, welche sich unten sehr spitzwinklig mit einander vereinigen. An die hintere Seite der Umrandung dieses Loches setzt sich ein bindegewebiges, dasselbe verschliessendes Diaphragma an, über welches der Musculus helicis minor lagert. An dem abgerundeten Ohrscheitel geht die Helix ascendens unter stumpfem Winkel in die obere Helix über. Letztere stellt einen ziemlich geradlinigen Rand dar, der vorne

abgerundet, nach hinten zu sich zuschärft. Die Darwin'sche Spitze wird durch zwei Zacken dargestellt, welche den Uebergang der oberen Helix in die absteigende deutlich markiren, wenn auch die Spitze nicht so stark nach hinten vorspringt wie bei dem vorhin beschriebenen Modell C. Die Helix descendens stellt einen nach hinten im Ganzen schwach konvexen, zugeschärften und vielfach ausgezackten Rand dar. Sie verläuft nach unten und etwas nach vorn und hat etwa dieselbe Länge als die obere Helix. Auch hier findet sich eine tiefe Kerbe am hinteren Rande in der Höhe des Tuberculum innominatum.

Bei einem Embryo von 142 mm Scheitel-Steiss-Länge (Fig. 6) ist die ganze aufsteigende Helix bis zum Oberscheitel hin nach hinten umgelegt und erscheint als eine im Ganzen sichelförmige Knorpelplatte. Auch hier ist das Tuberculum innominatum sehr stark ausgeprägt. Die Helix ascendens nimmt hier mit einem ganz schmalen Streifen ihren Anfang, der nach oben regelmässig an Breite zunimmt bis zur Höhe der Spina helicis, hier 25 mm erreicht und dann allmählich regelmässig wieder an Breite abnimmt bis zur Satyrspitze. Dieses Modell hat mit dem vorigen an der Helix ascendens zwei Eigenthümlichkeiten gemeinsam: die laterale Vorwölbung entsprechend dem Crus anthelicis inferius, und die Anwesenheit der Rima helicis. Letztere erscheint hier als ein unregelmässiges Oval, dessen verticale, etwa um 45° gegen die Verticale geneigter Längsdurchmesser 11 mm und dessen horizontaler Querdurchmesser 9 mm beträgt. Im Uebrigen bietet er hier dieselben Besonderheiten wie sie das Modell E erkennen lässt. Die obere Helix stellt einen scharfen, etwas angezackten Rand dar. Sie misst nur etwa $^2/_3$ der Länge der vertikalen Helix descendens. Die Darwin'sche Spitze ist gekennzeichnet durch den Uebergang dieser beiden Abschnitte in einander, springt aber keineswegs besonders nach hinten vor. Die Helix descendens ist zugeschärft, leicht ausgezackt, zeigt aber nicht die an den früher beschriebenen Modellen so gut charakterisirte Kerbe.

2. Spina helicis. — Die Modelle A und B (Fig. 1 u. 2) zeigen in der Gestalt der Spina so übereinstimmende Formverhältnisse, dass wir sie bei der Beschreibung zusammenfassen können. Die Spina helicis stellt einen abgestutzten Kegel dar, welcher von innen nach aussen abgeplattet und mit einer breiten Basis der Mitte des vorderen, angewachsenen Theiles des Helixrandes aufsitzt. Diese Basis hat die Gestalt einer Ellipse, deren vertikale lange Axe 8 mm, deren frontale kleine Achse 5 mm misst. Die laterale Fläche ist vertico-cylindrisch und setzt sich von der Helix durch eine deutliche vertikale Rinne ab. Die mediale dagegen setzt sich unmerklich in die innere Fläche des Muskelknorpels fort und hat auch dieselbe Krümmung. Die Spina springt 6 mm nach vorn vor.

Im Modell C (Fig. 3) ist die Spina sehr wenig ausgebildet. Sie stellt einen kleinen spitzen Kegel dar, welcher 7 mm über dem Tuber-

culum innominatum dem vorderen Rande des Ohrknorpels mit einer 5 mm im Durchmesser messenden Basis aufsitzt und 3 mm nach vorn gerichtet hervorragt.

Im Modell D (Fig. 4) ist die Insertionsbasis (11 mm über Tuberculum innominatum) etwas breiter als im vorigen Modell: 8 mm im Durchmesser. Doch springt die Spina nicht mehr wesentlich vor, freilich mit der Spitze etwas nach vorn und unten gerichtet, als ein kleines, niedriges kegelförmiges Gebilde.

Etwas anders liegen die Verhältnisse im Modell E (Fig. 5). Hier sitzt an dem am stärksten prominirenden Theile des vorderen Randes des Ohrknorpels eine hakenförmige Spina mit dünnem Stiele auf. Die 5 mm hohe Implantationsbasis des letzteren verläuft nach unten und hinten. Demnächst ist ein 3 mm breiter Hals zu unterscheiden und hierauf eine verdickte Partie, spornartig, oben rund, unten zugespitzt und 9 mm lang. Auch gegen die mediale Fläche des Ohrknorpels ist der Stiel durch eine Rinne abgegrenzt.

Die Spina des Modells F (Fig. 6) hat die Form eines 10 mm langen Stachels, der nach vorn und etwas nach unten gerichtet ist. Sie sitzt mit einem etwas eingeschnürten 5 mm breiten Hals dem vorderen Rande des Ohrknorpels auf, 34 mm oberhalb des Tuberculum innominatum und verbreitert sich bis zu 6 mm. Ihre mediale Fläche ist von derjenigen des Ohrknorpels nicht abgesetzt.

3. Anthelix. Im Modell A (Fig. 1) stellt der Muschelknorpel im Allgemeinen eine einzige, sehr tiefe Grube dar mit hoch erhabenen Rändern, auf deren Grund das Anthelixsystem nur ein unbedeutendes Relief bildet. Zwischen der Tiefe der Ohrmuschel und einer Ebene, welche über dem freien Rande der Helix geführt wird, ist ein Abstand von 8 mm (für eine Ohrhöhe von 44 mm). Das Crus inferius anthelicis beginnt 5 mm hinter dem vorderen Rand des Muschelknorpels sehr schmal, wird dann nach hinten zu viel breiter (4 mm). Es ist vom Reste der Anthelix durch eine flache Rinne getrennt, die jedoch über dem Niveau des Muschelgrundes erhaben ist. Das Crus superius anthelicis ist am oberen Ende ganz flach und entsteht ganz allmälig, so dass sein Beginn nicht genau festzulegen ist. Dasselbe wird nach unten schmäler und höher, besonders der Stammtheil, in den sich das Crus superius unmittelbar fortsetzt, ohne jedoch das Niveau des freien Randes der Helix descendens zu erreichen, deren Vorsprung wohl dreimal so beträchtlich ist. Der Stammtheil läuft in die Incisura antitrago-helicina aus. Die ganze Anthelix verläuft wenig gekrümmt und fast vertikal, besonders auffallend am Crus inferius. Der Winkel zwischen der Längsrichtung des Crus superius und derjenigen des Crus inferius beträgt nur 25 °.

Im Modell B (Fig. 2) ist die Anthelix im Crus superius sehr wenig ausgeprägt. Dasselbe beginnt sehr flach unterhalb des Ohrscheitels und

etwas vor demselben. Es verläuft dann fast vertikal und verbindet sich mit dem Crus inferius. Dies letztere nimmt seinen Anfang 3 mm hinter dem vorderen Rand des Muschelknorpels, gleich sehr schmal und, im Verhältniss zum Crus superius, sehr stark prominirend. Der Stammtheil ist etwas breiter und weniger hoch, und endigt an der Incisura antitrago-helicina. Die Fossa intercruralis ist rinnenförmig. Die ganze Anthelix liegt als kaum wellenförmige Erhebung in der Tiefe der 9 mm hohen muldenartigen Muschel.

Auch im Modell C (Fig. 3) sind die Reliefverhältnisse schwach entwickelt. Das Crus anthelicis inferius zieht, 3 mm breit, 10 mm lang, nicht bis an den vorderen Rand der Muschel, und ist hinten vom Crus superius bei der Bifurkation durch eine schwache aber deutliche Rinne getrennt. Dasselbe prominirt höchstens um 2 mm über die Fossa intercruralis. Am deutlichsten sind noch das Crus superius und der Stammtheil ausgebildet. Beide stellen nach vorn konkave Bögen dar und stossen unter einem Winkel zusammen, der nach vorn konvex abgerundet ist. Das Crus superius endet oben am Ohrscheitel, der Stammtheil wird unten durch die Incisura antitrago-helicina begrenzt. Das Crus superius ist am breitesten oberhalb der Bifurkation, hier aber auch am flachsten, der Stammtheil ist stärker gewölbt und schmäler, am meisten unmittelbar über seinem unteren Ende. In seinen 20 untersten Millimetern stösst die Anthelix unmittelbar an den hinteren Rand der Muschel an. Die obere Grenze dieses Abschnittes wird durch die oben beschriebene Kerbe *E* bezeichnet.

Im Modell D (Fig. 4) verläuft das Crus inferius als scharfkantige, kammartige Leiste, 15 mm lang, 4 mm breit, von oben und vorn nach unten und hinten. Sein vorderes Ende liegt 5 mm hinter dem vorderen Rande des Muschelknorpels. Zu dieser Leiste parallel verläuft das flache, 9 mm breite Crus superius, welches gleich am vorderen Rande des Knorpels, aber unterhalb des Oberscheitels beginnt, dann nach hinten zieht unter Verbreiterung. Es verläuft zunächst parallel zum Crus inferius, parallel auch zum oberen Theile der Helix descendens. An der Stelle, wo es am breitesten ist (12 mm), biegt es nach unten ab und zieht nun unter allmäliger Verschmälerung weiter parallel zum hinteren Rande des Ohrknopels bis oberhalb vom Antitragus, wo es endet, von demselben durch eine sagittal nach unten verlaufende Furche getrennt bleibend. Die Fossa intercruralis stellt sich als eine Rinne dar, welche eine weitere Rinne nach hinten als Ausläufer aussendet und durch diese mit der Cymba conchae in Kommunikation steht. Diese zweite Rinne trennt so das Crus inferius als Crista anterior anthelicis ab vom Crus superius sammt Stammtheil.

Im Modell E (Fig. 5) beginnt das Crus superius am vorderen Knorpelrande unmittelbar unter dem Ohrscheitel, 24 mm breit und ganz flach gewölbt und zieht dann unter einem vorn unten konkaven Bogen

unter Verschmälerung und Zunahme der Krümmung nach hinten und unten, um mit dem hinteren Ende des Crus inferius zusammenzustossen, von demselben durch eine nur ganz schwach angedeutete Rinne getrennt. Hier geht das Crus superius unmittelbar in den vertikalen Stammtheil über, der nach unten schmäler wird, eine stärkere sagittale Krümmung annimmt und über der Incisura antitrago-helicina sein Ende erreicht, nachdem seine Breite auf 16 mm gesunken ist. Das Crus inferius bildet eine hohe Leiste, welche fast horizontal, etwas nach hinten unten verläuft. Es ist auf der Höhe seiner Wölbung breiter als an seiner Basis, so dass es über die Concha überhängt. Diese überragt es um 21 mm, die Fossa intercruralis um 14 mm. Die letztere bildet ein sehr spitzwinkliges Dreieck, dessen Spitze hinten flach in die Bifurkation ausläuft. Seine untere Seite wird von der Basis des steil abfallenden Crus inferius gebildet, während in seine obere Seite das Crus superius sich allmälig abflacht. Die Basis dieses Dreiecks liegt am vorderen Knorpelrand.

Im Modell F (Fig. 6) springt das Crus inferius sehr stark lateral vor. Es fällt steil in die Concha ab, ebenso schroff in die Fossa intercruralis, wenigstens in der hinteren Hälfte. Der obere Abhang ist bis 13 mm, der untere bis 18 mm hoch. In seiner hinteren Hälfte stellt das Crus inferius eine etwa 8 mm breite Leiste dar, welche nach vorn allmälig zur Fossa intercruralis sich abflacht, während in die Concha der Uebergang hinten sehr steil, vorn immerhin noch ziemlich jäh zu nennen ist. Das Crus superius beginnt am vorderen Muschelrand, vom Ohrscheitel noch durch eine Rinne getrennt. Es springt kaum erheblich weniger stark lateral vor als das Crus inferius. Es ist sehr breit, gut 3 cm an der Basis, sanft gewölbt. Die Krümmung ist nach hinten zu stärker als vorn, während gleichzeitig die Breite etwas abnimmt. Der Stammtheil endet unten auf der Incisura antitrago-helicina. Seine Krümmung ist nicht so stark wie am Crus inferius, stärker als am Crus superius. Auch hier wächst nach unten die Krümmung, indess die Breite abnimmt. Die Achse des Stammtheils verläuft in den oberen $^3/_4$ ziemlich genau vertikal; gegen diesen Theil ist das unterste Viertel winklig abgeknickt und verläuft nach vorn und unten. Durch den Zusammenfluss der beiden Crura anthelicis und des Stammtheiles entsteht eine erhabene Fläche, von der sich nach unten eine Rinne *G* abzweigt ungefähr parallel zum Stammtheil. Diese Rinne verliert sich nach unten allmälig in die Concha und insofern stellt sie über die Bifurkation hinweg eine Kommunikation her zwischen Fossa intercruralis und Concha — ein Rest derjenigen Rinne, welche ursprünglich die Crista anterior vom übrigen Anthelixsystem abtrennt (Modell D Fig. 3).

4. Cauda helicis. Im Modell A (Fig. 6) bildet die Cauda helicis einen 5 mm langen, gleichmässig nach unten sich verjüngenden abgestutzten Kegel, dessen vertikale Längsachse etwas lateral koncav gebogen

ist. Die laterale Fläche misst an der Basis 4 mm, unten noch 2,5 mm. Der Querschnitt ist nicht deutlich dreieckig.

Im Modell B (Fig. 2) ist die Schnittrichtung sehr ungünstig, weil sie mit der Längsache der Cauda helicis zusammenfällt. Dem entsprechend ist hier die Cauda nur als ein kleiner stumpfer Höcker zu erkennen, der nach unten vorspringt.

Im Modell C (Fig. 3) hingegen stellt die Cauda helicis eine Pyramide mit 3 Flächen dar, deren Längsachse etwas nach vorn konkav ist, so dass von der Seite betrachtet die Cauda helicis die Gestalt eines Komma zeigt. Die Stelle der 8 mm langen Basis *A B* ist durch einen sagittal verlaufenden Wulst ausgezeichnet, welcher die Cauda helicis von dem übrigen Muschelknopel trennt. Sonst ist die äussere Fläche der Cauda helicis im Allgemeinen lateral konkav, ebenso die mediale Fläche. Anders die dritte Fläche. Dieselbe ist an der Basis genau nach vorn gerichtet, ändert aber ihre Orientirung derart, dass sie, an der Spitze der Cauda angekommen, lateral schaut. Sie bildet also eine Spirale von der Amplitude eines Viertels Schraubengang. Der hintere Rand ist unregelmässig ausgezackt.

Vom Modell D (Fig. 4) gilt das oben vom Modell B Gesagte. Hier ist die Cauda helicis sogar nur als eine kleine, kurze Spitze vorhanden, welche durch eine Incisur vom Tragus getrennt ist.

Auch im Modell E (Fig. 5) ist die 18 mm lange Basis *A B* durch einen sagittalen Wulst markirt. Die laterale Fläche ist in ihrer oberen Fläche lateral konkav, in ihrer unteren lateral konvex; nur die Spitze schaut wieder etwas lateral. An der Stelle der grössten lateralen Konvexität findet sich auch die grösste sagittale Breite mit 24 mm. Die mediale Fläche der Cauda ist im Ganzen analog gebildet; nur an der Basis ist sie schmäler: 11 mm. Die vordere Fläche endet auch hier auf der lateralen Fläche, jedoch bereits auf der Hälfte des vorderen Randes. An der Basis sieht man, wie sie sich aus der hinteren Hälfte des Sulcus anthelicis der medialen Fläche der Ohrmuschel entwickelt. Damit ist ausgesprochen, dass sie an der betreffendenStelle parallel zur Medianebene orientirt ist, so dass sie im Ganzen eine halbe Schraubenwindung beschreibt. Der hintere Rand ist stark ausgezackt, der mediale vordere weniger, der laterale vordere ist glatt und abgerundet, er hört bei *C* in der halben Höhe der Cauda helicis auf. Der Querschnitt der Cauda ist in der oberen Hälfte dreieckig, in der unteren streifenförmig. Die Entfernung der Spitze derselben von der Basis beträgt 34 mm.

Im Modell F (Fig. 6) ist die 22 mm breite Basis *A B* der Cauda helicis noch durch einen schärfer ausgeprägten Wulst ausgezeichnet. Die laterale Fläche ist im Allgemeinen von vorn nach hinten cylindrisch ausgehöhlt. Nur am untersten Pol befindet sich bei *D* eine bucklige laterale Vorwölbung. Entsprechend der rinnenförmigen Beschaffenheit der lateralen Fläche der Cauda helicis findet sich auch auf der medialen

Fläche eine gleichbeschaffene, die sich vertieft entsprechend der cirkumskripten, lateralen konvexen Stelle. Die vordere Fläche der Cauda bietet hier genau dieselben Verhältnisse wie in dem vorigen Modell Nur tritt an ihrem unteren Ende als Fortsetzung des vorderen lateralen Randes der Cauda eine Leiste auf, welche die vordere Fläche von der lateralen abgrenzt. Dadurch erhält die laterale Fläche eine kommaförmige Gestalt, und die drei Ränder laufen in einer Spitze *C* aus, welche nicht die tiefste Stelle der Cauda einnimmt. Senkrecht zur Längsache der Cauda gelegte Querschnitte fallen hier in jedem Falle dreieckig aus. Die drei Ränder sind sämmtlich mehr oder minder ausgezackt, am meisten der hintere, am wenigsten der vordere laterale. Die Entfernung der tiefsten Stelle der Cauda helicis von ihrer Basis beträgt 35 mm, ihre gekrümmte Längsache dagegen ist länger.

5. Concha. — Im Modell A ist die Concha eine sehr schmale 11 mm breite), längliche halbmondförmige Figur, welche mit ihrer Längsachse fast vertikal als leichte Rinne verläuft. Die Abgrenzung oben und hinten durch die Anthelix ist entsprechend der mangelhaften Entwicklung der letzteren einigermaassen unbestimmt. Doch ist sie unten, vorne wie hinten, durch den freien Rand des Muschelknorpels leicht bestimmbar. Am Tuberculum innominatum *T. I.* das etwa in der Mitte der Höhe der Concha liegt, setzt sich die Helix als Crus helicis nach unten fort, eine Strecke weit den Rand verfolgend, dann nach hinten umbiegend, um mit der Anthelix in der Höhe der Basis der Cauda helicis zusammenzulaufen. Der freie Rand der Concha vom Tuberculum innominatum bis zur Incisura terminalis verläuft bogenförmig, lateral leicht konkav und ist glatt.

Im Modell B sind die Verhältnisse auffallend ähnlich. Auch hier tritt das Crus helicis sehr stark, auch sehr breit hervor, indem es nahezu vertikal verläuft.

Stellte in den beiden vorhergehenden Fällen die Concha eine kahnförmige Figur dar, oder, wenn man will, eine vertikale Rinne, deren Ränder oben und unten unter Bildung einer Spitze sich mit einander verbinden, so bietet sie im Modell C eher das Bild einer flachen Knorpelplatte, welche spiralig aufgewunden ist und durch das Crus helicis in zwei Abschnitte getheilt wird. Diese beiden Theile, Cymba conchae und Concha propria, werden durch das Crus helicis nur unvollständig von einander geschieden, da letzteres die Anthelix nicht erreicht. Dasselbe verläuft ziemlich parallel dem Crus inferius anthelicis, um etwa 35 ° gegen den Horizont geneigt. Zwischen Concha und Helix ascendens wird eine sehr tiefe Grube gebildet; der Niveauunterschied beträgt 11 mm. Auch hier ist der freie Rand der Concha unterhalb des Crus helicis lateral konkav, ausserdem auch konkav nach vorne. Das Tuberculum innominatum theilt den vertikalen Durchmesser der Concha in dem Verhältniss von 2 zu 3.

Bei dem Modell D des symmetrischen Ohres deckt sich der Befund mit dem soeben erhobenen trotz der differenten Schnittrichtung derart, dass ich, um Wiederholungen zu vermeiden, von einer speciellen Beschreibung absehen kann.

Ebenso ist im allgemeinen die Gestaltung der Concha im Modell E. Sie zeichnet sich hier nur durch eine feinere Modellirung aus. Zunächst findet sich in dem Winkel, in welchem Crus anthelicis inferius und Stammtheil zusammenstossen, eine hügelartige Vorwölbung der Knorpelplatte. Sie entspricht dem vorderen Abhang der Rinne, welche, wie beschrieben (p. 591), die Fossa intercruralis mit der Cymba conchæ verbindet und bei der Zunahme der Erhebung der Anthelix über das Niveau der Concha mit emporgehoben wurde. — Ueber der Cymba conchae ist die Helix ascendens eingebuchtet, so dass die Niveaudifferenz zwischen beiden vermindert wird. — Das Crus helicis ist wenig ausgeprägt, nur als schmale, horizontale Leiste vorhanden, die kaum die Hälfte der Concha durchzieht. — Unterhalb desselben findet sich nahe am vorderen Rande eine Perforation des Knorpels von gleicher Form und Orientirung wie die Rima helicis. Dieses Loch ist durch ein bindegewebiges Septum verschlossen. Um den medialen, hinteren Winkel der dreieckigen Oeffnung schlägt sich ein kleines Gefäss, das mit seinem Durchmesser in keinem Verhältniss steht zur Grösse des Foramen. — Entsprechend der Verbindungslinie der Tiefe der beiden Incisurae antitrago-helicina und terminalis ist der Knorpel durch eine lineäre Vorbuchtung nach hinten wie eingeknickt, durch deren Mitte zwei kleine Gefässe durch entsprechende Oeffnungen durch den Knorpel treten. Die obere Hälfte dieser Einknickung bildet die untere laterale Grenze einer grubenförmigen Vorbuchtung des Knorpels, die nach hinten stark buckelig vorspringt. — Das Tuberculum innominatum liegt etwas unterhalb des oberen Drittels des Höhendurchmessers der Concha.

Im Modell F lagen die Verhältnisse analog wie in dem vorigen. Die zuletzt beschriebene Vorbuchtung war, wenn auch deutlich ausgeprägt, doch keineswegs lateral durch eine Einknickung des Knorpels begrenzt, welche hier durchaus fehlte. Auch vermisste ich hier das grosse Foramen unterhalb des Crus helicis. Der Wulst, welcher die die Fossa intercruralis mit der Concha verbindende Rinne vorne begrenzt, war in höherem Maasse ausgebildet als im Modell E.

6. Antitragus. — Der Antitragus stellt bei den zwei jüngsten modellirten Ohren nur einen kleinen Vorsprung des lateralen Randes der Concha dar, ohne übrigens die Sagittalebene zu überschreiten, welche lateral das Niveau der Muschel begrenzt. Wohl aber springt übereinstimmend bei den beiden Ohren des nächstälteren Embryo der Antitragus über diese Fläche stark vor als eine frontal gestellte, dreieckige Platte, deren Basis mit der Muschel zusammenhängt, deren Spitze lateral gerichtet ist. Diese Platte beginnt sich nach vorne „um-

zuklappen", in der durch das Modell E dargestellten Phase der Entwicklung, welche Bewegung im Modell F vollendet ist, indem hier der obere Rand des Antitragus sagittal gestellt ist. Zugleich hat sich die Spitze des Dreiecks horizontal umgelegt, so dass die nunmehr laterale Fläche des Antitragus lateral konkav ausgebuchtet ist. Gleichzeitig hat sich der von Anfang an bis zum vorigen Stadium frontal gerichtete Isthmus mit dem lateralen Ende nach vorn begeben, so dass er mit der Sagittalebene einen nach vorn offenen Winkel von 45° bildet. Dadurch ist übrigens die ursprünglich dreieckige Fläche des Antitragus (im weiteren Sinn) vergrössert und in ein Parallelogramm umgewandelt.

7. Mediale Fläche der Muschel, Ponticulus. — Ueber die mediale Fläche des Muschelknorpels ist wenig Specielles mitzutheilen, insofern ihre Reliefverhältnisse das Negativ der lateralen Ansicht wiedergeben. Eine besondere Erwähnung verdient nur die Fossa intercruralis, welche in allen Modellen sehr viel stärker prominirt als ihrer lateralen Ausbuchtung entspricht; ganz besonders auffallend aber tritt sie in die Erscheinung in den jüngeren Stadien, wo sie inmitten eines kaum angedeuteten Reliefs sofort durch die starke Prominenz imponirt. — Der Ponticulus verläuft überall nach dem vorderen Rande des Knorpels parallel zum Stammtheil der Anthelix, also vertikal. Nur im Modell F zieht er etwas nach unten und vorn. Er beginnt in der Horizontalen des Tuberculum innominatum, überschreitet das Crus helicis und findet sein Ende etwa in der halben Höhe zwischen dem erwähnten Tuberculum und der Incisura terminalis.

8. Gehörgangsknorpel. — Bei der Darstellung des Gehörgangsknorpels ist der Beschreibung diejenige Eintheilung desselben zu Grunde gelegt worden, welche Schwalbe in His-Braune's Archiv 1889 beim Neugeborenen giebt. Von derselben mag hier nur das hervorgehoben werden, was zum Verständniss der folgenden Beschreibung unbedingt nothwendig ist. Durch Verbindung der Incisura intertragica mit der Incisura terminalis wird der Muschelknorpel vom Gehörgangsknorpel abgegrenzt. Letzterer zerfällt in drei Abschnitte: Tragusplatte, Mittelspange und Basalstück. Die Tragusplatte umfasst denjenigen Theil des Gehörgangsknorpels, der lateral von der Incisura Santorini major liegt. Er stellt die Verbindung zwischen Muschelknorpel und Gehörgangsknorpel dar. Das Basalstück liegt medial von der Incisura Santorini minor und verbindet sich medial mit dem Os tympanicum. Der übrig bleibende Theil des Gehörgangsknorpels, zwischen den beiden Incisurae Santorini, wird als Mittelspange aufgeführt.

Im Modell A ist die Incisura Santorini major noch ausgefüllt durch dasselbe Gewebe, aus dem auch der übrige Ohrknorpel besteht. Die betreffende Stelle ist markirt durch eine Rinne *mk*, die in *k* den vorderen Rand des Gehörgangsknorpels erreicht. Nach hinten setzt sich die Grenze

zwischen Tragusplatte und Mittelspange bis zur Incisura terminalis fort und ist als eine seichte Furche *me* auf der unteren Seite des Gehörgangsknorpels erkennbar. Die Incisura Santorini minor *lh* trennt als ein von hinten einspringender Spalt die Mittelspange vom Basalstück, welche hinten ganz von einander getrennt sind, während sie vorn in der Strecke *bi* continuirlich in einander übergehen. Als Mittelspange wird die Partie *emkilh* aufgefasst. Die Länge derselben beträgt, sagittal gemessen, 15 mm, die Breite, frontal gemessen, 13 mm. Die Mittelspange ist vorn viel schmäler als hinten, wo sie einen schwach entwickelten Processus posterior trägt. In ihrem oberen Theile ist sie stark konvex, in dem unteren leicht konkav. Die Tragusplatte ist im Ganzen schwach entwickelt. Nur der oberste Theil *abc* ist etwas knopfförmig aufgetrieben. Das Tuberculum supratragicum *b*, dessen Gewebe aus jüngerem Knorpel besteht, ist scharf ausgeprägt, zwischen ihm und dem Tragus *a* ist eine leichte Kerbe *x*. Das Basalstück stellt ein längliches Ovoïd dar von 10 mm Länge, 4 mm Breite und 6 mm Höhe.

In dem Modell B (Fig. 2) des symmetrischen Ohres, in dem entsprechend der günstigeren Schnittrichtung die Verhältnisse besser zu übersehen sind, bildet der Gehörgangsknorpel im Ganzen eine halbcylinderförmige Rinne, deren Längsachse ziemlich genau frontal gerichtet und um etwa 54° gegen den Horizont geneigt ist. Er wird in seine drei Bestandtheile abgetheilt durch zwei Furchen *ec* und *hi* (Fig. 2). Die erste Furche *ec* stellt mit ihrem mittleren, etwas stärker ausgeprägten Drittel *mk* die Incisura Santorini major dar. Das vordere Drittel *kc* besteht aus jüngerem Knorpel und verbreitert sich etwas nach vorn. Die Furche *hi*, welche Mittelspange und Basalstück trennt, besteht durchweg aus jüngerem Gewebe und umfasst die Incisura Santorini minor. Die Tragusplatte zeigt eine Konformation, die wesentlich mit der des Modells A übereinstimmt. Der Tragus *a* prominirt wenig lateral. Ueber demselben befindet sich das Tuberculum supratragicum *b* aus etwas jüngerem Knorpel bestehend und eine knotenförmig verdickte Ecke der Tragusplatte darstellend. Die Mittelspange *ecih*, 30 mm lang, 9 mm breit, hat einen fast runden Querschnitt. Sie geht hinten in den 4 mm langen, senkrecht nach oben strebenden Processus posterior über, der sammt dem hinteren Viertel der Mittelspange aus jüngerem Knorpelgewebe besteht. Das Basalstück ist der Mittelspange sehr ähnlich gestaltet, nur etwas kürzer (16 mm) und wird von ihr nach vorn überragt. Indem vorn und hinten dieses Basalstück schmaler wird, nimmt sein medialer etwas ausgezackter Rand *fg* eine bogenförmige Gestalt an. Der grösste Theil desselben, mehr wie $^2/_3$, besteht aus jüngerem Knorpelgewebe. Da zu gleicher Zeit die ganze Furche, welche Mittelspange und Basalstück trennt, aus jüngerem Gewebe besteht, so entsteht in der vorderen medialen Ecke des Gehörgangs eine

Substanzinsel *ifxy*, welche histologisch weiter entwickelt ist als das umgebende Gewebe, aber auf derselben Stufe wie die Hauptmasse des Knorpels des betreffenden Ohres.

Im Modell C (Fig. 3) ist die Eintheilung des Gehörgangsknorpels schon bei der Betrachtung von unten zu erkennnn. Deutlicher tritt dieselbe hervor bei der Betrachtung von oben her, wo man gleichsam drei Etagen in das Innere des Ohres führen sieht. Die Tragusplatte wird von der Mittelspange getrennt durch eine Furche *emki*. Der mittlere Theil derselben *mk*, ausgezeichnet durch Breite und Tiefe, entspricht der Incisura Santorini major. Die Mittelspange wiederum wird vom Basalstück durch eine Furche *hi* geschieden, welche keineswegs besonders ausgeprägt ist und der Lokalität nach der Incisura Santorini minor entspricht. Die Tragusplatte *abcikmed* ist an diesem Ohr besonders kräftig entwickelt, namentlich nach vorn zu, wo sie als eine dünne Lamelle die vordere Wand des Gehörgangs bildet. Soweit die Tragusplatte die vordere Begrenzung der Incisura intertragica bildet (*dab*), ist sie bedeutend verdickt. In Folge dessen erscheint die vordere Wand des Gehörgangs von hinten sehr viel schärfer konkav, als von vorn konvex. Verbindet man die Mitte des Randes *ad* mit *m*, so erhält man eine Grenze, welche die Tragusplatte in zwei Abschnitte trennt. Die vordere mediale, also mit Einbegriff des Tragus besteht aus jüngerem Gewebe als der hintere laterale. Dasselbe jüngere Gewebe füllt auch die Stelle der Incisura Santorini major *mk* aus. Die Mittelspange *emih* ist 7 mm breit, 15 mm lang, davon bilden 5 mm den medialen Rand der Incisura terminalis *e*. Das Basalstück *hifg* 17 mm × 6 mm) wird hinten von der Mittelspange um 7 mm überragt. Es entsendet nach hinten den Processus triangularis *p. t.* als kleine, 3 mm lange Spitze, die aus jüngerem Knorpel besteht.

Das Modell D (Fig. 4, Fig. 4') stimmt mit dem Modell C ausserordentlich überein; namentlich was die Tragusplatte *abikmed* angeht, wie auch für die künftige Incisura Santorini major *mk* liegen die Verhältnisse ganz analog. Die Mittelspange ist verhältnissmässig breit: 11 mm (13 mm lang und im Mittel 6—7 mm breit). Ihr stumpfes, hinteres Ende bildet den Processus posterior *p. p.*, der den 4 mm hohen medialen Rand der Incisura terminalis *e* darstellt. Das Basalstück *ik hgf*, 13 mm lang, überragt vorn und hinten die Mittelspange. Seine Gestalt ist im Ganzen kegelförmig, indem es sich nach vorn etwas verjüngt. Sein Querschnitt ist durchweg kreisrund, mit Ausnahme desjenigen Theiles, welcher nach hinten die Mittelspange überragt. Hier nämlich entsendet das Basalstück eine dreieckige, kurze Platte nach unten, den Processus triangularis *p. t.* Dieser Theil besteht aus jüngerem Gewebe. Dasselbe gilt von dem Gewebe, das die Furche ausfüllt, welche Mittelspange und Basalstück trennt.

In dem Modell E (Fig. 5 u. 5') ist die Tragusplatte *abckmoqed*

von der Mittelspange *eqrnlyxh* grösstentheils durch einen Spalt *qc* getrennt. Das Stück *eq* wird durch eine Furche dargestellt. Der Spalt *qc* zerfällt in drei Theile: Von hinten nach vorn aufgezählt kann man einen schmalen kurzen abschnitt *qo* unterscheiden, der sich nach vorn zu einem unregelmässig dreieckigen *mornk* erweitert; von der Spitze *k* dieses Dreiecks nimmt ein dritter, schmaler, langer und mit etwas unregelmässigen Rändern ausgestatteter Spalt *kc* seinen Ursprung. Aus dem dreieckigen Theil *mornk* der Spalte, der frontal 15 mm, sagittal 12 mm misst, geht die Incisura Santorini major hervor. — Die spindelförmige Incisura Santorini minor *xy*, auf der Grenze zwischen Mittelspange und Basalstück, ist an diesem Ohre bereits in endgültiger Form vorhanden. Die besagte Grenze wird nach vorn und hinten je durch eine Fursche *yl* und *xh* fortgesetzt. — Der Tragus *a* ist wenig ausgebildet, um so stärker das Tuberculum supratragicum *b* ausgeprägt. Die im Allgemeinen dreieckige Mittelspange *eqrnlyxh* ist hinten sehr breit (30 mm). Der Processus posterior, den er an dieser Stelle trägt, ist kurz und bildet mit dem vorderen Muschelrand die Incisura terminalis *e*, die sich an diesem Ohr sehr rasch nach oben verbreitert. Das Basalstück *hxylgf* weist an der hinteren medialen Ecke *f* eine Andeutung des Processus triangularis *p. t.* auf.

Auch in dem Modell F (Fig. 6 u. 6') wird die Tragusplatte *demka* durch einen langen Spalt *mk* von der Mittelspange *emrntlyxh* getrennt. An diesem Spalt sind jedoch nur zwei Partien zu unterscheiden, welche den beiden oben an zweiter und dritter Stelle aufgestellten Abschnitten entsprechen. Der dreieckige Abschnitt *mnk* ist ähnlich wie oben gestaltet, wenigstens bezüglich der Lageverhältnisse. Er wird von zwei Vorsprüngen *r* und *t* eingeengt, welche von der unteren und der medialen Seite in denselben vorragen. Der obere enge Spalt *kl* ist nur 4 mm lang und wird medial von dem vorderen Ende des Basalstücks überragt. Die Mittelspange und das Basalstück *hlgf* werden von einander wesentlich durch die Incisura Santorini minor *xy* abgegrenzt. Dieselbe ist sagittal gestellt, spindelförmig, 22 mm lang, 5 mm breit. Vor und hinter derselben sind Mittelspange und Basalstück durch Knorpel verbunden. — Der oberste Theil der Tragusplatte (oberhalb *bk*) ist gegen den Hauptheil um etwas 90 ° abgeknickt als eine dreieckige Platte, welche, medial nach unten orientirt, der Decke des äusseren Gehörgangs angehört. Die eine Ecke dieser dreieckigen Platte liegt am Tuberculum supratragicum *b*, die andere am oberen Rande der Incisura Santorini major bei *k*, die dritte steht etwa 15 mm über der Mitte der Incisura Santorini minor *xy*. An der hinteren Seite der Mittelspange springt nach hinten der gut entwickelte Processus posterior *p. p.* (Fig. 6), der den 9 mm langen medialen Rand der Incisura terminalis *e* abgiebt. An der hinteren medialen Ecke *g* des Basal-

stücks ragt nach aussen und hinten wie ein Sporn der 2 cm lange Processus triangularis *p. t.* vor.

---

§ 2.

Beurtheilung der Befunde.

1. Uebersicht über die Entwicklung des Ohrknorpels. Bei einem Embryo von 20 mm Scheitel-Steiss-Länge sieht man den Knorpel des äusseren Ohres angelegt als eine einheitliche Platte, die im Ganzen spiralig aufgewunden erscheint und bereits durch den Isthmus in den Muschelknorpel und den Gehörgangsknorpel geschieden ist. An demselben sieht man (Fig. 7) das Tuberculum Darwinii sowie die vordere Hälfte des Muschelknorpels sammt Gehörgangsknorpel bereits aus weiter vorgeschnittenem Gewebe bestehen mit Ausnahme jedoch der Cymba conchae, der Spina sowie der Helix ascendens bis zur Spina herauf. In diesem Stadium bildet der Muschelknorpel eine löffelähnliche Lamelle, auf deren Grund der Anthelix sich schwach in Gestalt von 2 Leisten erhebt: einerseits Crus inferius, andrerseits Crus superius sammt Stammtheil. Diese Phase der Entwicklung zeichnet sich noch durch eine andere Eigenthümlichkeit aus. Am hinteren Rande der Muschel besteht nämlich vom Ohrscheitel bis zu der Kerbe, welche oben am hinteren Rande mehrfach beschrieben wurde, zwischen dem Knorpel und dem Epithel der Haut ein inniger Kontakt. Ueber dem ganzen Hautbezirk, welcher dem äusseren Ohre entspricht, hat das Epithel eine eigenthümliche Beschaffenheit, welche dasselbe von demjenigen der Umgebung unterscheidet und sich wieder in der Region des Auges vorfindet. Zunächst kann man eine stärker entwickelte Basalmembran unterscheiden. Was aber viel auffälliger, ist nach aussen von derselben eine Lage sehr hoher Epithelzellen, deren Kerne in die Peripherie gerückt sind, so dass in gefärbten Präparaten eine sehr breite farblose Zone an der Grenze des Epithels auftritt, die man bei genauer Einstellung in einzelne Zellen zerfeldern kann. Da dieses Epithel nach allen Seiten das Ohr etwas überschreitet, erlaubt die farblose Zone, wenn man eine Schnittserie durchmustert, die Stelle zu bestimmen, an der in den folgenden Schnitten ein Durchschnitt des Ohres erscheinen wird, bevor man an den betreffenden Schnitt kommt. In diesem Bezirk mit hohen Basalzellen ist auch die Anzahl der Epithelschichten vermehrt. Der Kontakt zwischen Epithel und Knorpel ist an der besagten Lokalität ein durchaus inniger, ohne bemerkbare Zwischen-

lagerung irgend eines differenten Gewebes. An bestimmten Schnitten (Fig. 10, 11.) erscheinen gewisse Bilder, in denen ich zwischen Epithel und Knorpel auch bei der genauesten und sorgfältigsten Einstellung absolut keine Grenze zwischen den beiden Substanzen zu ziehen vermochte, und welche den Gedanken nahe legen, es bestünde ein Zusammenhang zwischen Epithel und Knorpel, — eine Thatsache, welche allerdings von der weitgehendsten Bedeutung sein würde. SCHWALBE hatte bereits (1889 b) diesen innigen Kontakt des Epithels mit der Knorpelanlage beobachtet, aber ohne sich dadurch zu der Annahme eines kontinuirlichen Zusammenhanges des Knorpels mit dem Epithel verleiten zu lassen. Es veranlasste ihn aber dieser Befund, den Ohrknorpel als „peripheren Knorpel" den Skelettknorpeln gegenüber zu stellen. Man kann in der Deutung solcher Bilder nicht vorsichtig genug sein. Sind dieselben Paraffinschnitten, zumal dünnen Paraffinschnitten entnommen, so gestatten sie überhaupt kein sicheres Urtheil, in Folge der regelmässigen Verschiebung, welche im Schnitt entsteht bei der Herstellung desselben. Eine weitere Fehlerquelle liegt in Schrägschnitten. Ich habe nie die Ueberzeugung gewinnen können, dass es sich in meinen Präparaten um eine wirkliche Kontinuität handele. Die Modellirung der Muschel, erst recht des Muschelknorpels, ist so fein, ihre Krümmung so mannigfach, dass man auf einem und demselben Schnitt Partien senkrecht, andere schief treffen muss. An jenen tritt dann die breite farblose Basalzone auf, welche in diesen aus leicht verständlichen Gründen nicht in die Erscheinung tritt und dadurch eine Kontinuität der beiden dichtkernigen Gewebe vortäuscht. Immerhin aber lasse ich die Möglichkeit einer Kontinuität offen und so interessant die Frage auch ist, so wird sie doch erst dann zu lösen sein, wenn man sie an besonders günstig konservirten Embryonen mit speciellen Tinktionsmethoden verfolgt.

Während in den folgenden Stadien die Reliefverhältnisse des Muschelknorpels sich wenig ändern, tritt in dem Gehörgangsknorpel eine weitere Differenzirung ein. Die anfangs sehr stark gekrümmte Rinne, welche dieselbe darstellt, flacht sich allmälig ab und ferner kann man nach dem Alter des Knorpels verschiedene Partien unterscheiden. Die Tragusplatte ist nur insoweit angelegt, als sie dem Tragus selbst entspricht. Der Processus posterior ist noch nicht so weit entwickelt. Desgleichen auch der mediale Wulst. Letzterer wächst von vorn nach hinten nach. Dieses Wachsthum ist bei einem 57 mm langen Embryo fast vollendet. Hier ist aber die mediale Furche noch in ganzer Ausdehnung nicht so weit entwickelt. Nur das vordere und hintere Ende wachsen aus. Der mittlere Theil derselben verschwindet später als Knorpel und wird durch Bindegewebe ersetzt unter Bildung des Incisura Santorini minor. Aus dem Gehörgangsknorpel ist die Tragusplatte hervorgewachsen aus jüngerem

Knorpel bestehend. Gleichzeitig hat sich die Helix descendens nach hinten flach gelegt, um — wenigstens bei einem Theil der Individuen — sich später wieder nach vorne umzukrempen, unter Bildung eines tiefen Sulcus helicis. Inzwischen wird auch das Relief des Muschelknorpels viel stärker ausgeprägt.

Die bedeutendsten Veränderungen jedoch gehen am Gehörgangsknorpel vor sich. Hier sind nämlich zwei Partien in der Entwicklung weiter fortgeschritten, während zwischen ihnen ein Streifen ursprünglich knorplig angelegte Substanz bindegewebig gefunden wird. Die Ränder dieses Spaltes legen sich mit ihrem hinteren und vorderen Drittel später aneinander und verwachsen knorplig. Auch in das mittlere, ursprünglich dreieckige Drittel ragt Knorpelsubstanz hinein von der unteren und lateralen Seite, in Form je eines Zapfen, ohne denselben entsprechend seiner beträchtlicheren Grösse auszufüllen. Er wird zur Incisura Santorimi major.

Die wesentlichste Veränderung, welche hierauf am Ohrknorpel noch eintritt, betrifft den Gehörgangsknorpel. Nach der Geburt wächst der Annulus tympanicus zu einer Knochenlamelle aus. Diesem ungleichmässigen Wachsthum muss sich auch der am Tympanicum fixirte Gehörgangsknorpel anbequemen. Dadurch wird seine Richtung wesentlich modifizirt. Man kann sich denken, dass der hintere mediale Winkel des Bodentheils festbleibt, während der vordere mediale nach aussen wandert. Dies bestimmt eine veränderte Orientirung der Axen der Santorinischen Incisuren. Während die kleine früher sagittal verliet, die grosse transversal, ist jene nunmehr lateral nach vorn, diese lateral nach hinten gerichtet.

Eigenthümliche Richtungsveränderungen machen im Laufe der Entwicklung auch die Cauda helicis und der Tragus durch. Jene, ursprünglich eine dreiseitige Pyramide, beschreibt eine schraubenförmige Bahn. Diese anfangs als transversale Platte lateral gerichtet, klappt sich allmälig nach vorn um zu einer sagittalen Lamelle.

Nach alledem ist die knorplige Anlage des äusseren Ohres **einheitlich.** Durch ungleichmässiges Wachsthum differenziren sich besondere Theile aus demselben heraus. Andere bleiben zurück und diese können nun ein verschiedenes Schicksal erleiden. Die mediale Furche des Gehörgangknorpels, welche die Mittelspange vom Basalstück trennt, ist einer der so zurückgebliebenen Theile. In seinem mittleren Theile, wo die Incisura Santorini minor entsteht, verschwindet der Knorpel — ob durch Resorption, Durchreissen oder Rückbildung, lasse ich dahingestellt. Die beiden Enden dieser Furche hingegen schreiten in ihrer Entwicklung weiter und werden zu Knorpel. Bei manchen Thieren, z. B. den Ungulaten, kann in ganzer Ausdehnung in dieser Furche — wohl mag Muskelaktion diesem Processe nicht fremd sein — Bindegewebe auftreten, wodurch die Cartilago annularis abgetrennt wird. Diese

entspricht also dem medialen Wulst des menschlichen Embryo, dem Basalstück Schwalbe's (1889 c), das also nicht ursprünglich selbständig, sekundär beim Menschen mit der Mittelspange verwächst, sondern beim Menschen theilweise, bei den langohrigen Thieren vollständig von der ursprünglichen Anlage abgesondert wird.

Die Incisura Santorini major ist der Rest einer grösseren Spalte, welche theils die Tragusplatte vom Bodentheil abtrennte, theils die Tragusplatte in zwei ungleich grosse Abschnitte schied. Auch diese primäre Spalte war ursprünglich durch zurückgebliebenes Knorpelgewebe ausgefüllt. Nach dem Schwunde desselben wird sie durch Bindegewebe ausgefüllt. Später tritt eine sekundäre Verwachsung der Knorpelränder ein, nur wo der primäre Spalt am breitesten war, ist die Knorpelverlötung eine ungenügende und es bleibt als Rest der primären Spalte die Incisura Santorini major. Dass dieselbe bei den Säugethieren ihr Homologon besitzt, scheint mir aus den Ergebnissen vergleichend-anatomischer Untersuchungen hervorzugehen. Jedenfalls gibt sie eine ungezwungene Erklärung für eine Thatsache, auf die Tatarof (1887 p. 42) die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Derselbe stellte fest, dass eine der konstantesten Durchtrittsstellen der Gefässe durch den Ohrknorpel in einer Linie liegt, welche der Verlängerung der Incisura Santorini major nach oben entspricht. Die Durchwachsung des Knorpels durch die Gefässe findet jedenfalls zu einer Zeit statt, wo der primäre Spalt nur durch ein bindegewebiges Diaphragma verschlossen ist; durch die Verklebung der Knorpelränder werden dann die Gefässe von wachsenden Knorpel gleichsam ummauert.

Dass die Spina helicis, das Rudiment des Scutulum der langohrigen Thiere, beim Menschen in einer Anlage mit dem Muschelknorpel entsteht, hat bereits Schwalbe (1889 c p. 259) festgestellt. Dieselbe ist im Verhältniss zum Ohrknorpel desto grösser, je jünger der untersuchte Embryo ist. Bei den jüngsten Embryonen ist die Basis, mit der er dem Helix ascendens aufsitzt, enorm breit, wird aber mit zunehmendem Alter schmäler und findet am Uebergang von Helix in Spina einen Hals oder Stiel. Geht dieser Abschnürungsprocess weiter, so kann die Spina durch vollständige Absprengung zum Scutulum werden.

Noch eine Partie des Muschelknorpels ist nach Schwalbe's Untersuchungen beim Menschen rudimentär: die Ohrfalte. Sie entspricht demjenigen Theil der Muschel, wo der Knorpel in Kontakt steht mit dem Epithel bis zu Embryonen von 50 mm Scheitel-Steiss-Länge (p. 17). Noch durch eine andere Eigenthümlichkeit zeichnet sich diese Region aus: durch die dichtere Anhäufung der Kerne, durch das langsamere Wachsthum des Knorpels. Nimmt man diese beiden Thatsachen zusammen, so liegt die Vorstellung nahe, dass erstens die Hauptfalte der

Muschel, vornehmlich ihr Epithel, in der Entwicklung relativ zurückbleibt. Inzwischen wächst die Knorpelstütze derselben weiter in die Länge und erreicht zunächst mit ihrem freien Ende das Epithel. Nunmehr ist die Falte des Integuments über die Knorpellamelle wie eine Haube über dieselbe gespannt und verhindert, dass zwischen den beiden Enden der Lamelle die Distanz zunehme. Schreitet das Längenwachsthum derselben trotzdem noch weiter, so muss sie sich in transversale Falten legen. Dass solche Spannungsverhältnisse bestehen, hat Tatarof durch die Anordnung der Haarbälge und des Fettes nachgewiesen. Dass man aber mit dieser rein mechanischen Vorstellung, so einleuchtend dieselbe auch erscheinen mag, nicht auskommt, dafür ist der beste Beweis der Umstand, dass, nachdem im späteren Wachsthum zwischen Epithel und Knorpel sich bereits wieder Bindegewebe dazwischen gelagert hat, die Einfaltung der „Ohrfalte" doch noch weiterschreitet. Auch müsste man an den konkaven Stellen des Knorpels eine durch gegenseitigen Druck bewirkte grössere Verdichtung der Kerne wahrnehmen. Nun findet man gerade in diesen späteren Stadien — sie entsprechen etwa denjenigen Phasen, wo man ein deutliches Perichondrium statuiren kann — an der konvexen Fläche eine grössere Vermehrung der Knorpelkerne. Man könnte also hier ein ungleichmässiges Dickenwachsthum des Knorpels postuliren, welches die Gestalt der ganzen Muschel bedingt.

2. Foramina vascularia. — Auch auf die Gefässlöcher des Ohrknorpels will ich hier mit kurzen Worten eingehen, aber nur insoweit sie in meinen Modellen zum Ausdruck kommen. Nur diejenigen Gefässlöcher sind in dieselben aufgenommen, deren Durchmesser mindestens gleich der Schnittdicke waren und daher auf dem Schnitt als Unterbrechung des Knorpels wahrgenommen wurden. Dementsprechend sind sie auch bloss in den beiden grösseren Modellen vertreten. Zunächst findet sich ein Gefässloch in beiden an der unteren Fläche des Crus helicis, 7 mm nach hinten von Tuberculum innominatum. Dasselbe entspricht jedenfalls dem sub A 1 von Tatarof (1887 p. 41) angeführten; im Gegensatz zu seiner Beschreibung jedoch finde ich dieses Gefässloch etwas hinter der Umlegungsstelle des Crus helicis in die Helix ascendens. Ferner finden sich im Modell F an beiden Theilen der Helix descendens Gefässlöcher, auf der ganzen Strecke, die zwischen dem Sulcus helicis und dem freien Rande liegt. Auf dem Modell E nimmt man ähnliche Löcher war, doch bleiben sie auf den unteren Theil der Helix ascendens beschränkt. Diese zuletzt erwähnten Gefässlöcher sind ein neuer Hinweis auf die Homologie der „freien Ohrfalte" von Schwalbe mit dem „Löffel" der langen Ohren. Bei letzteren ist die Perforation des Knorpels so beträchtlich, dass er zu einer wahren Lamina cribrosa wird, wie die Figur 8, welche mir von Herrn Professor Schwalbe zur Publikation überlassen wurde, sowie die Figur 9 zur Genüge darthun. Ausserdem

findet sich im Modell E auf der Höhe des Stammtheils der Anthelix auf deren untersten Theil 2 Gefässlöcher, ferner eines auf der Cauda helicis dicht unter ihrer Basis. Im Modell F sieht man auch ein Gefässloch auf dem unteren Theile der Cauda helicis.

3. Dimensionen und Proportionen. — Um ein Bild von dem Wechsel der Grössenverhältnisse zwischen Muschelknorpel und Gehörgangsknorpel während der Entwicklung zu erhalten, wurden 2 Linien, die besonders geeignet schienen, ausgewählt und ihre Maasszahlen durcheinander dividirt. Für den Muschelknorpel wurde die Entfernung des Ohrscheitels vom Grunde der Incisura intertragica gewählt. Am Gehörgangsknorpel wurde die Länge derjenigen Geraden gemessen, welche von dem Grunde der Incisura intertragica zur Mitte des medialen Randes des Bodentheils geführt war. Die Messungen ergaben folgende Zahlen, denen ich noch das Ergebniss der Messung bei drei Ohren Erwachsener hinzufüge.

	Länge des Muschelknorpels.		Länge des Gehörgangsknorpels.		
A	44	:	21	::	2,1 : 1
B	45	:	21	::	2,1 : 1
C	56	:	25	::	2,2 : 1
D	63	:	25	::	2,5 : 1
E	120	:	61	::	2,0 : 1
F	134	:	73	::	1,8 : 1
Erwachsener	41	:	19	::	2,2 : 1
Erwachsener	49	:	21	::	2,3 : 1
Erwachsener	51	:	21	::	2,4 : 1

Daraus ergiebt sich, dass der Muschelknorpel im Vergleich mit dem Gehörgangsknorpel ursprünglich rascher wächst, dann aber zurückbleibt, um schliesslich durch stärkeres Wachsthum wieder voranzueilen.

Um eine Vorstellung von den Grössenverhältnissen in meinen Modellen zu geben, theile ich folgende Zahlen mit, die anthropologisches Interesse haben dürften.

α) Entfernung des Ohrscheitels von dem Grunde der Incisura intertragica.

β) Breite in der Höhe des Crus anthelicis inferius.

γ) Entfernung des Ohrscheitels vom unteren Rande des Crus anthelicis inferius in der Vertikalen.

δ) Entfernung des Ohrscheitels vom obersten Rand des Antitragus.

ε) Entfernung des Ohrscheitels vom Tuberculum innominatum.

ζ) Länge der Concha propria.

η) Breite der Concha propria.
ϑ) Entfernung des Tragus vom Antitragus.
ι) Länge der Incisura intertragica.
$\varkappa$) Entfernung der Ohrspitze von dem Tuberculum innominatum.
λ) Entfernung der Ohrspitze von dem Antitragus.
μ) Entfernung der Ohrspitze von der Bifurkation der Anthelix.
ν) Entfernung der Ohrspitze von der Incisura intertragica.

	A	B	C	D	E	F
α	44	45	56	63	120	134
β	26	21	36	47	107	100
γ	19	16	23	22	47	65
δ	38	42	54	71	94	93
ε	26	28	35	40	70	101
ζ	33	32	38	48	76	95
η	15	11	28	26	57	53
ϑ	14	17	26	25	63	32
ι	7	8	9	9	28	38
$\varkappa$	24	18	43	40	100	105
λ	36	33	57		124	109
μ	12	11	24	18	60	55
ν	39	37	61	58	128	131

Zusammenfassung.

I. Die knorplige Anlage des äusseren Ohres des Menschen ist einheitlich.

II. Die Differenzirung, welche diese Anlage beim Menschen und den langohrigen Säugethieren erfährt, ist divergent. Durch die Erhaltung der Einheit des Knorpels wird dem menschlichen Ohr ein primitiver Charakter verliehen gegenüber dem Zerfall in mehrere Knorpelstücke bei thierischen Ohren.

III. Bei der ersten Anlage befindet sich die Helix superior et descendens mit dem Epithel der Haut in Kontakt, aber nirgends in Kontinuität.

IV. Die Spina helicis steht ursprünglich durch eine sehr breite Implantationsbasis mit der Helix in Verbindung. Die knorplige Verbindungsbrücke zwischen Spina und Helix wird immer dünner, ohne jedoch beim Menschen vollständig zu verschwinden.

V. Der Tragus, ursprünglich eine transversale Platte, klappt sich nach vorn zu einer sagittalen Lamelle um.

VI. Die Cauda helicis, anfangs eine dreiseitige Pyramide beschreibt eine schraubenförmige Bahn.

VII. Die Santorini'schen Incisuren verändern im Laufe der Entwicklung ihre Richtung im Verhältniss zu den Körperachsen.

VIII. Die Incisura Santorini major reicht in einem frühen Stadium der Entwicklung bis an den vorderen Rand des Gehörgangknorpels, während die Incisura Santorini minor am vorderen Ende stets von Knorpel resp. Vorknorpel begrenzt wird.

IX. Das Faltensystem der Anthelix bildet sich erst später aus als der Helix.

Zum Schluss verfehle ich nicht die Gelegenheit, auch an dieser Stelle, Herrn Professor G. Schwalbe für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die Unterstützung durch Rath und That, durch die er mich stets verpflichtete, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Citirte Literatur.

1887 D. Tatarof, Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung (His-Braune). Seite 35—58.

1889a G. Schwalbe, Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anatomischer Anzeiger. Jhrg. 4. Seite 176—189.

1889b Derselbe, Ueber die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Ohrknorpels. Vortrag gehalten im naturwissenschaftlich-medicinischen Verein in Strassburg. Deutsche medicinische Wochenschrift (Börner-Guttmann) Jhrg. 15. Seite 303.

1889c Derselbe, Inwiefern ist die menschliche Ohrmuschel ein rudimentäres Organ? Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung (His-Braune) Supplementband. Seite 240—269.

1891 Derselbe, Beiträge zur Anthropologie des Ohres. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin. Festschrift für Virchow. Band I.

Erklärungen der Abbildungen auf Tafel XIX—XXI.

Allgemeine Zeichenerklärung.

D. = Darwin'sche Spitze.
S. = Ohrscheitel.
Sp. = Spina helicis.
T.I. = Tuberculum innominatum.
E. = Einkerbung an der Helix descendens.
AB. = Basis der Cauda helicis.
d. = Incisura intertragica.
e. = Incisura terminalis.
p.p. = Processus posterior.
p.t. = Processus triangularis.

Die rote Färbung deutet an, dass der betreffende Theil in einem jüngeren histologischen Entwicklungsstadium als die übrigen Partien desselben Ohres sich befindet. (Nicht aber sind die rothgekennzeichneten Stellen verschiedener Ohren in derselben Phase.)

Tafel XIX.

Sämmtliche Modelle sind bei 20facher Vergrösserung hergestellt und bei der Zeichnung auf etwa $^3/_4$ reducirt.

Fig. 1. Rechtes Ohr eines menschlichen Embryo von 48 mm Scheitelsteiss-Länge. Seitenansicht des Modell A (aus Horizontalschnitten zusammengesetzt).

Fig. 2. Linkes Ohr desselben Embryo. Seitenansicht des Modell B (aus Frontalschnitten zusammengesetzt).

Fig. 3. Rechtes Ohr eines menschlichen Embryo von 57 mm Scheitelsteiss-Länge. Seitenansicht des Modell C (aus Horizontalschnitten hergestellt).

Fig. 4. Linkes Ohr desselben Embryo. Seitenansicht des Modell D (aus Frontalschnitten hergestellt).

Fig. 4'. Dasselbe Modell, Ansicht des Gehörgangknorpels von unten.

Fig. 5. Rechtes Ohr eines menschlichen Embryo von 96 mm Scheitelsteiss-Länge. Seitenansicht des Modell E (nach Horizontalschnitten konstruirt).

Fig. 5'. Dasselbe Modell, Ansicht des Gehörgangknorpels von unten und vorn.

Fig. 6. Linkes Ohr eines menschlichen Embryo von 142 mm Scheitelsteiss-Länge. Ansicht des Modell F von der Seite und etwas von vorn (nach Horizontalschnitten modellirt).

Fig. 6'. Dasselbe Modell, Ansicht des Gehörgangknorpels von unten und etwas von vorn.

Fig. 7. Umrisse von Modell A, in welche die histologischen Entwicklungsstadien des Knorpels so eingetragen sind, wie sie bei einem Embryo von 20 mm Scheitelsteisslänge sich zeigten, dessen Ohr dieselben Reliefverhältnisse hatte als das dem Modell A zu Grunde liegende Ohr. Die rothe Farbe bedeutet jüngeren Knorpel.

Tafel XX.

Fig. 8. Ohrknorpel von Macropus rufus. (Diese Figur wurde mir von Herrn Professor Schwalbe zur Publikation überlassen.)

Fig. 9. Ohrknorpel von Lepus cuniculus.

Tafel XXI.

Fig. 10. Horizontalschnitt des rechten Ohres eines menschlichen Embryo von 58 mm Scheitelsteiss-Länge, in der Höhe der Spina helicis (*Sp.*), bei 100facher Vergrösserung mit einer Camera lucida (nach Zeiss) gezeichnet, zur Erläuterung der Verhältnisse von Epithel und Knorpel an der Helix descendens (*H. d.*). *H. a.* = Helix ascendens.

Fig. 11. Derselbe Schnitt bei 410facher Vergrösserung. Nur die Stelle der Helix descendens (*H. d.*) ist dargestellt.

28. Dec. 1896.

Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern, mit besonderer Berücksichtigung der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere.

Von

Siegfried Weber,
cand. med.

(Aus dem anatomischen Institut zu Freiburg i. Br.)

Hierzu Tafel XXII—XXIII.

Auf die Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Keibel beschäftigte ich mich im Wintersemester 1896—97 mit dem Studium des Urogenitalapparates der Amnioten. Meine Aufmerksamkeit war dabei besonders auf drei Punkte gerichtet:

1. auf die Eröffnungsart des Sinus urogenitalis und auf die Zeit, zu welcher sie statthat;

2. auf die Entwicklung und Ausbildung der Urnieren im Verhältniss zur Entwicklung und Ausbildung der definitiven Niere;

3. auf die erste Anlage der bleibenden Niere und die „Wanderung" des Ureters am Wolff'schen Gang entlang bis zur definitiven Mündung des Harnleiters in die Blase.

Beeinflusst wurde die schon begonnene Untersuchung durch einen Aufsatz Nagel's 97, in welchem er sich gegen die Arbeit Keibel's: „Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates" wandte. Da die Arbeit meines Lehrers der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen gewesen war, galt es jetzt die Fundamente der eigenen Untersuchung, soweit sie in Frage gestellt waren, nachzuprüfen. Auf alle Fälle musste die Kritik des auf dem Gebiete des Urogenitalsystems so vielgeschäftigen Forschers sorgfältige Berücksichtigung finden, und so sah ich mich veranlasst, den Angaben Nagel's weiter nachzugehen und sie auf ihre Richtigkeit an einem grösseren Material von Säuge-

thierembryonen zu prüfen. Bei der Wichtigkeit, welche so Nagel's Arbeit für meine Untersuchungen erhielt, seien gleich hier die Punkte hervorgehoben, mit welchen ich mich werde besonders beschäftigen müssen.

Nagel führt, indem er das von Keibel seiner Arbeit zu Grunde gelegte Material an menschlichen Embryonen kritisirt, aus (97 p. 350): „Ferner verlange ich, um den Embryo für wissenschaftlich verwerthbar zu erklären — ganz abgesehen von den Verhältnissen, unter welchen er geboren und seinem sonstigen Aussehen —, dass der Canalis urogenitalis bei Embryonen von mindestens 8 mm Länge offen in die Kloakengrube nach aussen münde und die Kloakenplatte bis auf die in der Spitze des Geschlechtshöckers vorhandene Epithelplatte verschwunden sei." „Um diese Zeit besitzt nämlich der menschliche Embryo einen wohlausgebildeten Wolff'schen Körper mit verhältnissmässig zahlreichen Malpighi'schen Körperchen, welches auf einen regen Stoffwechsel des Embryo mit Recht schliessen lässt. Da aber der Allantoisgang innerhalb des Bauchstieles um diese Zeit bereits obliterirt ist, so kann man mit Recht fragen, wo denn das von der Urniere gelieferte Sekret bleiben sollte, falls die Kloakenplatte noch unversehrt vorhanden wäre."

Wir werden Gelegenheit haben, bei Erörterung der ersten beiden Punkte der vorliegenden Untersuchung wiederholentlich und eingehend auf die citirten Thesen einzugehen und zu untersuchen, ob die Nagel-schen Sätze wirklich so gesichert sind, wie sie es ihm zu sein scheinen. Meine Auseinandersetzung mit Nagel kann um so mehr eine rein sachliche sein, als Keibel (97 a) ja im Uebrigen bereits auf Nagel's Angriff geantwortet hat.

Bevor ich aber zum Bericht der eigenen Untersuchungen übergehe, will ich aus der ausserordentlich reichen Literatur über das Urogenitalsystem dasjenige anführen, was mir für die hier interessirenden Fragen wichtig erscheint. Der Uebersichtlichkeit wegen ordne ich dabei die Literatur nach den Gesichtspunkten, welche für die später mitzutheilenden Beobachtungen massgebend waren.

Literatur.

Die Entstehung des Sinus urogenitalis wird noch heute von den verschiedenen Forschern zum Theil verschieden beurtheilt. Principiell stimmen die Arbeiten von Born 94, Hertwig 96, His 80, Koelliker 84, Lieberkühn 82, Keibel 91, 93, 96, Rathke 32, Reichel 93 a, b, Retterer 90, Tourneux 88, 92, darin überein, dass der ventrale Theil der primitiven entodermalen Kloake dadurch zum Sinus urogenitalis wird, dass ein Septum, sei es nun aus 2 lateralen Falten (Retterer) oder einer frontalen, cranio-caudal sich vorhangartig herabsenkenden Falte gebildet, die Kloake in 2 ungleichgeräumige Teile zerlegt.

Diese Auftheilung ist nach Keibel, Retterer, Tourneux eine vollständige und erreicht die Kloakenmembran, den ventralen Abschluss der primären Kloake noch ehe die Membran durch Auseinanderweichen ihrer Zellen den Kanälen die freie Mündung nach aussen giebt.

Hertwig, Koelliker, Tiedemann 13, Born und vielleicht auch Nagel 88, 89, nehmen dagegen einen offenen Kloakenafter an, d. h. sie nehmen an, die Kloakenmembran öffne sich, bevor das frontale Septum sie erreicht hat. Ich sage vielleicht theilt Nagel diese Ansicht. Es ist mir nämlich nicht möglich gewesen, aus den Arbeiten Nagel's eine präcise Anschauung über den Verbleib der Kloakenmembran und über das Herabsteigen des Septum Douglasii zu gewinnen, weil des Autors Schilderungen seiner jüngsten Embryonen die diesbezüglichen Angaben vermissen lassen. Wir lesen (92 a p. 178): „Die von mir nach der Born'schen Plattenmodellirmethode ausgeführte plastische Rekonstruktion des Urogenitalapparates von einem 8 mm langen menschlichen Embryo zeigt": „oberhalb der Einmündung der vier Gänge (der beiden Ureteren und der Wolff'schen Gänge) zeigt der Allantoisgang keine weitere Formveränderung als die durch die hörnerartigen Ausbuchtungen der hinteren Wand bedingte Erweiterung. Der unterhalb der erwähnten Mündungsstelle liegende Abschnitt, der Canalis urogenitalis also, ist in bedeutender Ausdehnung von dem Darme vollkommen getrennt, ehe derselbe in die Kloake einmündet."

Auf gleich alte Embryonen beziehen sich die Worte (p. 177): „Weiter abwärts vereinigt sich der Canalis urogenitalis mit dem Darm zu einem gemeinschaftlichem Hohlraum, welcher von Alters her mit dem Namen Kloake belegt worden ist." Soviel erfahren wir von Nagel über die Beziehungen des Canalis urogenitalis zur Kloake; über die Kloakenmembran, deren etwa noch bestehende Kontinuität, also den Abschluss der Kloake nach aussen (worauf das Wort Hohlraum hinweisen könnte) erfahren wir nichts. Leider bekommen wir auch in der Schilderung des Embryo F (12 mm nach der Härtung) keine Antwort auf unsere Frage. Da heisst es [89 p. 276]: „Distalwärts hat der Sinus urogenitalis auf dem Querschnitt eine ovale Form und ist mit einem kubischen, anscheinend mehrschichtigen Epithel bekleidet: Die vordere Wand mit kubischem (Epithel des Sinus), die hintere Wand und der grösste Theil der beiden seitlichen Wände mit einem cylindrischen (Epithel des Rectum); der Uebergang von dem einen Epithel zum anderen ist aber ein allmählicher." Diese Schilderung, mit seinem oben erwähnten Postulat von der Eröffnung des Sinus urogenitalis bei 8 mm langen Embryonen an, zusammengehalten, ist wohl dahin zu ergänzen, dass der untere Theil der vorderen Kloakenwand fehlt, d. h. dass die Kloakenmembran schon eingerissen ist. Demnach hätte man die Eröffnung des Sinus urogenitalis nach Nagel

vor der völligen Auftheilung des (auch nach Nagel sicher entodermalen) Kloakenraumes anzunehmen.

Eine ganz andere, abweichende Ansicht von den Schicksalen der Kloake und des Sinus urogenitalis entwickelt Mihalcovics 85 in seiner grossen Monographie. Er nimmt nämlich überhaupt keine Auftheilung der primitiven Kloake an, sondern lässt sie zur Bildung resp. Verlängerung des Enddarmes herangezogen werden, während „die Mündung des Urogenitalkanales einzig und allein aus dem Endtheil der Allantois entsteht, aus jener Stelle, welche ursprünglich über der Kloake lag und frei in dieser hinein mündete, die Kloake hat an der Bildung des Urogenitalkanales gar keinen Antheil".[1]) Die Aftermündung entsteht aus dem Rest des Schwanzdarmes, nach Durchbruch der Aftermembran.

Ueber die Zeit der Eröffnung des Sinus urogenitalis finde ich sehr verschiedene Angaben. Koelliker (l. c. p. 437) giebt in der vierten Woche der embryonalen Entwicklung die „Kloakenmündung" an. Es wäre dies bei Embryonen unter 7 mm Länge. Ihm schliesst sich Born an. Tiedemann beschreibt das Auftreten der gemeinschaftlichen Oeffnung für After und Genitalien vom Embryo der fünften und sechsten Woche. Meyer 90 fand bei 8 mm langen Embryonen das Darmrohr ganz geschlossen, wie auch seine Rekonstruktion anzeigt. Keibel [2]) giebt vom Embryo Hg (Nackenl. 14 mm, Alter 36—37 Tage) der His'schen Sammlung an: „Der Schwanz liegt der noch geschlossenen Afteranlage dicht an und deckt auch noch einen Theil der Ausmündung des Sinus urogenitalis, der sich eben nach aussen geöffnet hat." Reichel 93 b p. 776 „fand bei 2 menschlichen Embryonen von 18 resp. 20 mm Steissnackenlänge den Sinus urogenitalis im hinteren Abschnitt des Kloakenseptum eröffnet, den Mastdarm indes noch völlig blind endigend". Tourneux 92 b giebt in seiner Fig. 27 einen Sagittalschnitt vom Embryo 8 mm wieder, welcher auf das deutlichste den Verschluss der geräumigen entodermalen Kloake illustrirt. In der Textfigur III sehen wir einen embryon 14 mm section sagittale et axile de l'éxtrémité inférieure, après fixation par le liquide de Mueller et durcissement par le gomme et l'alcohol: „Le sinus urogénital (canal allantoïdien) communique encore largement avec le rectum par la cavité du cloaque; celle ci est limitée en bas par le bouchon cloacal, dont la partie postérieure répondant au rectum est déjà reconnaissable comme membrane anale. La saillie du tubercule génitale s'étend supérieurement jusqu'au cordon ombilical; sa moitié inférieure est occupée sur la ligne médiane par le bouchon cloacal". Im Allgemeinen giebt Tourneux die Eröffnung des Sinus urogenitalis durch die sondure du buchon cloacal „entre les stades 18 et 20 mm"

[1]) 85 p. 312.
[2]) 96 p. 82.

an. Bei His 80 finden wir Rekonstruktionen des Eingeweiderohres vom Embryo S_1 12,5 mm. Nach Tabelle I ist der Erhaltungszustand dieses Embryo „vorzüglich", die Kloake ist ventral geschlossen. Ferner das Eingeweiderohr des Embryo Sch_2 13,8 mm, der ebenfalls „vorzüglich" erhalten war. Auch hier ist das Eingeweiderohr noch geschlossen. Zwischen dem Ende der Bursa und der Steissbeinspitze des Körpers ist ein Einschnitt entstanden, der anfangs nicht vorhanden war. Im Grunde dieses Einschnittes bildet sich die Afteröffnung aus. Nagel nimmt, im Gegensatz zu Keibel, His, Reichel, Tourneux, Meyer, mit Koelliker die Eröffnung des Sinus urogenitalis bei Embryonen von 8 mm an, wie aus seinen oben citirten Worten hervorgeht. An dieser Stelle sei auf eine auffällige Inkongruenz zwischen den Ausführungen Nagel's im Text [1]) und seiner Fig. 1, Taf. XV hingewiesen. Im Text lesen wir die viel citirte Beschreibung der „normalen" Kloakengrube. Er fährt fort: „Sagittale Längsschnitte durch Embryonen der erwähnten Grösse (11—13 mm) zeigen in klarer Weise (cf. Fig. 1, Taf. XV), dass wir eine einzige Grube vor uns haben". „In diese Grube münden hinten der Darm, vor diesem der Sinus urogenitalis oder Canalis urogenitalis, wie Rathke ihn besser benennt." Vergleichen wir die Figur, so finden wir nach p. 286, dass es sich um den Sagittalschnitt eines 19 mm langen Embryo handelt, und einem solchen entspricht er auch vollkommen (cf. Tourneux l. c. Fig. 28). Es ist in hohem Maasse bedauerlich, dass Nagel in der grossen Reihe von Abbildungen, die seine zahlreichen Arbeiten bieten, keinen einzigen Schnitt abbildet, der seine Behauptung stützen könnte. Denn wer könnte aus der Betrachtung einer Zeichnung wie Fig. 2 Taf. XV, „Aeussere Genitalgegend e. menschl. Embr. v. 10 mm", die Ueberzeugung gewinnen, hier mündet Darm und Sinus urogenitalis frei nach aussen? Diese Unterlassung ist aber um so mehr zu bedauern, als wir keine Abbildung eines menschlichen Embryo von 11—13 mm besitzen, bei dem der Sinus urogenitalis frei nach aussen mündet.

Bei Säugethierembryonen wurde der Sinus urogenitalis von Kaninchen, Schaf und Schwein als Paradigmen untersucht von Retterer 90, Mihalcovics 85, Strahl 86, Tourneux 90, Keibel 94, 97, Reichel 93 a, b. [2])

Für das Kaninchen geben Retterer, Mihalcovics, Strahl die Eröffnung des Sinus bei 11—12 mm langen Embryonen, am 14. Tage ca., an. Mihalcovics giebt eine detaillirte Beschreibung des Vorganges

---

[1]) 89 p. 266, 267.

[2]) Dass sich noch in zahlreichen anderen Arbeiten Hinweise auf die Bildung des Sinus urogenitalis bei verschiedenen Säugern finden, braucht kaum erwähnt zu werden. Für die vorliegenden Untersuchungen erschien es genügend, die hauptsächlichsten Arbeiten anzuführen, die sich mit den uns interessirenden Fragen eingehender beschäftigen.

und erläutert sie durch zahlreiche Abbildungen (Taf. IV, 48—53). Da diese Beschreibung seiner oben angegebenen abweichenden Ansicht zu Grunde liegt und diese begründen soll, so verlohnt es sich hier darauf einzugehen. Die Fig. 52 stellt einen Sagittalschnitt durch einen 10 mm langen, die Fig. 53 einen solchen durch einen 12 mm langen Kaninchenembryo dar. Diese beiden Figuren sollen illustriren, dass „die Mündung des Urogenitalkanales (Fissura urogenitalis) einzig und allein aus dem Endteil der Allantois" hervorgeht, „aus jener Stelle, die ursprünglich über der Kloake lag und frei in diese hineinmündete". Folgen wir seinen Figuren und der Bezeichnung, so geht dieses auch unzweifelhaft aus denselben hervor. Doch meine ich, dürfen wir von seinen Figuren nicht ohne weiteres auf die Lage der Theile in der Wirklichkeit schliessen, denn — sie sind Schemata, wie z. B. sofort aus einem Vergleich mit Retterer's Figuren hervorgeht.

Es ist interessant, dass wir bei Retterer 90 in den Fig. 21 u. 22 Pl. V genau die gleichen Stadien in Längsschnitten finden wie bei Mihalcovics. Doch sind die Abbildungen grundverschieden. Fig. 21 bei Retterer entspricht Fig. 52 bei Mihalcovics. Der wesentlichste Unterschied ist die Lokalisation der Kloakenmembran. Sie ist von Mihalcovics an ganz anderer Stelle gegeben als von Retterer. Bei Letzterem sehen wir deutlich die vom anderen Gewebe scharf unterschiedene Kloakenmembran, bei Ersterem ist die Stelle zwischen Schwanzdarm und Körperoberfläche als Aftermembran (t c l) bezeichnet, doch sehen wir keine Grenze derselben nach oben oder unten. In Fig. 53 soll ein schwacher Schatten, mit s u g bezeichnet, die Stelle andeuten, wo der Sinus urogenitalis frei mündet, bei Retterer finde ich Fig. 22 dort die dicke Kloakenmembran. Sodann wäre auf die sehr verschiedene Lage des Septum Douglasii in den Figuren der beiden Autoren hinzuweisen, und andere zahlreiche Differenzen, die weit über das Maass der individuellen Schwankungen innerhalb der physiologischen Breite hinausgehen.

Tourneux's 88 Untersuchungen über den Sinus urogenitalis des Schafes führen zu dem Ergebniss: „Il ne nous paraît pas possible de préciser dès maintenant l'époque à la quelle se perfore le bouchon cloacal. Sur un embryon de 32 mm (sexe femelle) le sinus urogénital s'ouvre librement à l'extérieur et se continue sous forme de gouttière (uréthrale) le long du bord inférieur de la lame cloacale. Par contre chez un embryon mâle de 45 mm le bouchon cloacal est encore entièrement plein."

Reichel schildert beim Schwein die Oeffnung des Sinus urogenitalis: „Bald nachdem das Septum Douglasii den Boden des Kloakenganges erreicht hat, beginnt sich das Kloakenseptum zu entfalten. Seine Zellen weichen von der Oberfläche nach der Tiefe zu einfach auseinander, ohne dass ein nennenswerter Zerfall von Zellen dabei stattfindet. Mit

vollendeter Entfaltung des Septum durch seine ganze Tiefe mündet die Kloake und zwar zunächst der Sinus urogenitalis frei nach aussen; die Eröffnung des Mastdarmes erfolgt etwas später."

Bei seinen 22 mm langen Embryonen münden der Mastdarm und das hinterste Ende des noch andeutungsweise vorhandenen Kloakenganges frei nach aussen, während die Genitalrinne erst an ihrem hinteren Ende dadurch entstanden ist, dass die Entfaltung des Kloakenseptum in 2 seitliche Schichten von aussen nach innen eben beginnt. 25 mm lange Embryonen zeigen die Mündung des Sinus urogenitalis mit enger Oeffnung am tiefsten Punkte der Genitalrinne. KEIBEL schliesst sich diesen Ausführungen an. Auf die specielleren Ergebnisse, besonders KEIBEL's, werde ich noch ausführlich weiter unten einzugehen haben. [1])

Exkretionsdrüsen.

Urniere und bleibende Niere der Amnioten haben eine sehr eingehende Untersuchung erfahren. Es existirt eine bedeutende Literatur über die Entwicklung beider Organe. Jedoch sind die Gesichtspunkte, welche für die Autoren bei ihren Untersuchungen maassgebend waren, meist andere als die uns hier interessirenden. Die Höhe der Ausbildung des specifischen Urnierenparenchyms, die zeitlichen und funktionellen Beziehungen zwischen Mesonephros und Metanephros bei den verschiedenen Säugern, das waren die Gesichtspunkte, nach denen die Literatur über die Exkretionsdrüsen von mir durchgegangen wurde.

Urniere. Sehr eingehende Behandlung des WOLFF'schen Körpers beim Menschen finden wir bei NAGEL 89 a, b, H. MEYER 90, MIHALCOVICS 85 und anderen. Besonders die NAGEL'schen Arbeiten verdienen eine genauere Berücksichtigung, weil in ihnen fast alle Fragen erörtert werden, welche hier untersucht werden sollen.

Nach NAGEL kann es nicht zweifelhaft sein, dass in den WOLFF-schen Körpern durch die Ausbildung der MALPIGHI'schen Körperchen und der Querkanälchen bei 12—13 mm langen menschlichen Embryonen die Sekretionsfähigkeit potentia gegeben ist. Er resumirt (89 a p. 289): „Der Schluss scheint mir berechtigt, dass die Glomeruli des WOLFF-

---

[1]) Bei Vögeln ist die Eröffnung des Sinus urogenitalis von MIHALCOVICS studirt und am 7.—8. Bebrütungstage angegeben. Dem steht die eingehende Untersuchung WENKENBACH's (genauer referirt im BRAUN Kl. u. Ordn. Bd. VI) gegenüber, welcher das primitive Urodaeum mit dem Proctodaeum erst am 15.—16. Bebrütungstage in freie Verbindung treten lässt.

Soweit meine eigenen Beobachtungen hierüber reichen, konnte ich bei 160 Stunden bebrüteten Hühnchenembryonen noch keine freie Verbindung des Urodaeum mit dem Proctadaeum sehen. Die WALDEYER'sche (70) Angabe von der Eröffnung der Kloake um die 99. Bebrütungsstunde entspricht wohl nicht den thatsächlichen Verhältnissen.

schen Körpers, so lange sie die erwähnte Uebereinstimmung in ihren Grössenverhältnissen zeigen, auch funktionsfähig sind und dass ihr Wachsthum wenigstens bis zu einer Grösse des Embryo von 22 mm Schritt hält mit dem Wachsthum des Embryo.“ Ihm wie Mihalcovics ist die unverhältnissmässige Grösse der Malpighi'schen Körperchen aufgefallen, Nagel deutet sie aber anders als Mihalcovics. Nagel nimmt zur Stütze seines Schlusses auf die Sekretion eine quasi kompensatorische Hypertrophie der Glomeruli an: Die relativ geringe Anzahl der Gefässknäuel bürde jedem einzelnen eine grössere Arbeitslast auf, welche Mehrforderung den verhältnissmässig grossen Umfang bedingt.

Mihalcovics dagegen ist der Ansicht, dass die Blutbildung eine der Funktionen der Urniere sei und erklärt durch diese die Grösse der Glomeruli, auf den ausserordentlichen Blutreichthum im Wolff'schen Körper hinweisend. In gleicher Richtung könnte man, wenigstens für die Bildungszeit der Glomeruli, Angaben von Bornhaupt und Braun über die Urniere von Vögeln und Reptilien verwerthen. Genannte Forscher fanden in den Glomerulusanlagen Blutkörperchen zu einer Zeit, wo noch keine zuführenden Gefässe den Glomerulus mit dem Blute des fötalen Kreislaufs verbanden, Blutkörperchen, die also nur in loco entstanden sein konnten. H. Meyer 90 beschreibt die Gefässbildung in dem anfangs soliden Zellhaufen der Glomerulusanlage als dadurch enstanden, dass durch Zerfall centraler Zellen Lichtungen entstanden, in welche das Blut aus den angelagerten Blutgefässen sich ergiesst. Anhaltspunkte für eine Blutbildung in den Glomerulis kann er nicht finden.

Die Rückbildung der Urniere beim Menschen erörtert Nagel: „Nach dem gegenwärtigen Stande der Dinge ist es meines Erachtens nicht möglich, den Zeitpunkt der beginnenden Rückbildung der Urniere bestimmt anzugeben. Erschwert wird die Entscheidung dieser Frage durch den Umstand, dass im proximalen Theile die Glomeruli von vornherein kleiner, die Kanälchen enger sind als in der übrigen Urniere.“ [1])

v. Mihalcovics verlegt die höchste Entwicklung der menschlichen Urniere in die sechste bis siebente Woche, Ackeren 89 und Beauregard 77 haben schon die Rückbildung bei je einem Embryo von 21 und 20 mm beobachtet. Nach meinen Untersuchungen bin ich geneigt, den Zeitpunkt etwas weiter hinauszuschieben; bei Embryonen von 22 mm Länge beiderlei Geschlechts habe ich noch keine beginnende Rückbildung mit Sicherheit nachweisen können.“ An anderer Stelle

[1]) Die Beobachtungen von H. Meyer 90 (p. 163) widersprechen dieser Behauptung. Die Glomeruli sind bei 8 mm langen Embryonen im obersten Viertel der Urniere am grössten und am weitesten ausgebildet.

89 b, finden wir die funktionellen Beziehungen zwischen Urniere und Niere behandelt (p. 146): „Die Niere übernimmt von diesem Zeitpunkte an (Ende des zweiten Schwangerschaftsmonats) die Funktion des Wolff'schen Körpers nach und nach, zumal der fötale Bau der Niere, wie oben nachgewiesen, eine solche zulässt. Die Niere übernimmt die Harnsekretion nicht plötzlich, denn ein funktionsfähiger Wolff'scher Körper ist zur Zeit, wo die bleibende Niere schon ziemlich entwickelt ist, noch vorhanden. Eine Zeit wirken also beide Sekretionsorgane, das provisorische und das bleibende, gemeinschaftlich."

Vergleichen wir aber Nagel's Angaben über den Eintritt der Urniereninvolution mit den Daten des ersten Auftretens der Glomeruli in der definitiven Niere, so will uns der Uebergang nicht so glatt und allmählich erscheinen, wie Nagel es schildert. „Die ersten Glomeruli" (in der Niere) „habe ich bei Embryonen von 30 mm gesehen" heisst es bei Nagel (l. c. p. 134). Die Urniere aber beginnt sich nach den übereinstimmenden Untersuchungen aller Forscher bei 22 mm langen Embryonen zu involviren.

Diese Sätze lehren uns die bedeutsame Thatsache, dass der menschliche Embryo während der Zeit, die zur Vergrösserung seines Körpers von 22 auf 30 mm erforderlich ist, also um 8 mm, eine anfangs nur relative, alsbald aber auch absolute, progrediente Reduktion der secernirenden Oberfläche in seiner Urniere erleidet, bis die definitive Niere soweit entwickelt ist, dass ihre ältesten Glomeruli potentia die Fähigkeit der Urinsekretion erhalten haben. Auf die Bedeutung dieser Thatsache für die Funktion der Urniere einzugehen, wird später Gelegenheit sein.

Von Säugethieren ist die Urniere des Meerschweinchens, des Kaninchens und des Schweines am genauesten untersucht. Bischoff 52 p. 45 bemerkt über den Wolff'schen Körper des Meerschweinchens, dessen spätes Auftreten schon Leuckart aufgefallen war: „Die Allantois verschwindet, wie ich oben angegeben, schon am 18. Tage. Aber erst am 21. Tage erscheint die erste Spur des Wolff'schen Körpers. Hier herrscht also gar kein Zusammenhang zwischen beiden Organen. Die Allantois ist in keiner Weise ein Behälter der Absonderung des Wolff'schen Körpers, sondern spielt hier rein die Rolle des Trägers der Nabelgefässe des Embryo. Uebrigens entwickeln sich Harnwerkzeuge und Genitalien, sich an die Wolff'schen Körper anlehnend, ganz in der anderweitig bekannten Art und Weise."

Mihalcovics giebt sehr ausführliche Angaben über die Ausbildung und den Bau des Wolff'schen Körpers besonders bei Kaninchen und Schwein. Die Höhe der Entwicklung erreicht die Urniere bei 18 bis 20 mm langen Kaninchen-, bei 25—30 mm langen Schaf- und Rinderembryonen. Das Schwein hat als 5—6 cm langer Embryo eine ausgebildete Urniere von 8—9 mm Länge, ein stark konvexes keulen-

förmiges Organ, oben 3, unten 2 mm breit. Die Struktur der ausgebildeten Urniere gleicht nach dem Autor im Wesentlichen dem Bau der bleibenden Niere, doch fällt die excessive Grösse der Malpighischen Körperchen auf, die beim 5—6 cm langen Schwein 0,5 mm gross sind.

Ueber die gewundenen weiten Theile der Urnierenkanälchen 15 mm langer Kaninchen theilt Mihalcovics mit: „Die Cylinderzellen sind höher, ihr gelbliches Protoplasma bindet den Farbstoff kaum und ist mit vielen kleinen Körnchen vollgestopft; ihre Zellen zeigen verschwommene Grenzen, so dass man an Schnitten oft in ein diffus gelbliches Protoplasmalager eingestreute Kerne zu sehen meint, woraus zu folgern ist, dass der Zellkörper sehr weich ist; vom freien Ende der Zellen gehen unregelmässige farblose Fortsätze ab, die mit einem das Lumen des Kanälchens ausfüllenden geronnenen Netzwerke zusammenhängen. Alles das beweist zur Genüge, dass hier der sekretorische Abschnitt des Urnierenkanälchens vorliegt.“ Dieser Deutung schliessen sich Nagel und Janosik 85 an.

Die histologischen Vorgänge bei der Involution der Urniere finden eingehende Besprechung bei Mihalcovics. Ich kann es mir nicht versagen, diese Schilderung hier in extenso wiederzugeben, da es sehr wichtig erscheint, feste Anhaltspunkte zur Beurtheilung beginnender oder fortgeschrittener Rückbildung zu besitzen. Diese Vorgänge bei 16—18 mm langen Kaninchen- und Hühnerembryonen vom 8.—9. Bebrütungstage „bestehen zunächst darin, dass keine neuen Urnierenknospen und -kanälchen entstehen und die Windungen der schon vorhandenen nicht mehr zunehmen; die weiten sinuösen Blutgefässe zwischen den Kanälchen gestalten sich zu Gefässen gewöhnlicher Dimensionen und die dadurch entstandenen Räume werden durch interstitielles Bindegewebe ausgefüllt, das vor diesen Vorgängen in äusserst geringer Menge zwischen den Kanälchen vorhanden und von sehr lockerer Beschaffenheit war. Zugleich verändert sich das Epithel in den gewundenen Kanälchen! Die für die Sekretionsabschnitte charakteristische Beschaffenheit geht allmählich verloren und die Zellen gestalten sich zu gewöhnlichen Cylinderzellen, deren Körper sich stärker färbt wie vorher. In diesem Zustande verbleiben die Kanälchen beim Hühnchen vom 8.—16. oder 17. Tage, beim Kaninchen bis 3,5 und 4 cm Länge, — dann beginnen sie zu veröden. Die Zeichen der beginnenden Schrumpfung sind daran zu erkennen, dass die gewundenen Kanälchen enger werden, in einem grossen Theile der Zellen treten viele kleine Fettkörnchen auf und der Zellkörper löst sich zu einem fettigen Detritus auf, welcher das Lumen der Kanälchen erfüllt; an Stelle der Kanälchen findet man dann gewundene solide Zellstränge, bestehend aus den noch nicht zu Grunde gegangenen Zellen der Kanälchen, die von einem zellenreichen Stroma wenig abstechen und

darum der Beachtung leicht entgehen. Inzwischen erstrecken sich die Veränderungen auch auf die MALPIGHI'schen Körperchen; ihre Verödung beginnt mit der Schrumpfung der zuführenden Gefässe; der kleiner gewordene Glomerulus füllt die BOWMAN'sche Kapsel nicht mehr ganz aus, wodurch in deren Inneren ein grösserer Zwischenraum um den Gefässknäuel entsteht. Auch die Kapsel folgt dem zurückweichenden Gefässknäuel, legt sich in Falten an letzteren an und dann findet man an Schnitten die Reste der MALPIGHI'schen Körperchen in Form solider Zellknospen zwischen den in Schrumpfung begriffenen Urnierenkanälchen."

Im Allgemeinen giebt MIHALCOVICS das Eintreten der geschilderten regressiven Veränderungen an für Vögel im ersten Drittel, Säuger im ersten Viertel und für den Menschen im ersten Fünftel der Entwicklung. Der Autor erklärt diese Thatsache dadurch, „dass die Funktion der Urniere als Exkretionsapparat auf eine immer geringere Zeit des Embryonallebens zurückversetzt wird, weil dessen Organisation bei den höheren Amnioten den gesteigerten Anforderungen der Exkretion schon in früher Zeit nicht genügt, was selbstverständlich eine frühere Entfaltung der bleibenden Niere nach sich zieht". Wir finden also auch hier die Beziehung des Metanephros zu Mesonephros, als „selbstverständlich" funktionell im Individuum einander ablösend, betont.

Sehr interessante Mittheilungen über die Urniere bei den Beutelthieren verdanken wir SELENKA 87. Die Beuteljungen verlassen bekanntlich in sehr unreifem Zustande den mütterlichen Uterus. Am 13. Tage nach der Begattung im Beutel von Didelphys gefundene Beuteljunge weisen Urnieren auf, welche „noch deutlich die ursprüngliche Segmentirung (?) erkennen" lassen. Auf dem gezeichneten Schnitte, einem etwas schematisirten Querschnitt, wird die Urniere als ein sehr umfängliches Gebilde („der Schnitt hat zufällig keine Glomeruli getroffen") dargestellt. Die Dauerniere ist in diesem Stadium noch sehr klein. Diese leider sehr fragmentarischen Angaben SELENKA's beweisen, dass beim Opossum auch nach der Trennung von Mutter und Kind die Urniere persistirt, und daher fasst SELENKA sie in Ansehung der geringen Entwicklung der Niere als harnabsonderndes Organ auf.

In einer späteren Arbeit (GADOW u. SELENKA in BRAUN's Klassen und Ordn. Bd. VI 91) spricht sich SELENKA über die Funktion der Urniere dahin aus: „Bei den Vögeln und Säugethieren scheint sie nie, auch nicht im Embryo zu funktioniren, sondern sie tritt nur als rudimentäres Organ auf, welches sich wieder auf kleine Spuren rückbildet (Nebenhoden, Nebeneierstock)." [1])

[1]) Beim Hühnchen beginnt nach SEDGWICK (94), MIHALCOVICS (85), BORNHAUPT (67), JANOSIK (85) und REMACK die Bildung der Urniere am 3. oder 4. Bebrütungstage. Nach MIHALCOVICS sind am 5. Bebrütungstage ca. die Glomeruli soweit entwickelt,

Definitive Niere. So ausgedehnt die Untersuchungen über die Herkunft der epithelialen Elemente in der bleibenden Niere sind und so viel erörtert die Frage nach der Entstehung der Malpighi'schen Körperchen und gewundenen Kanälchen aus dem Nierenblastem, oder durch Ausstülpungen aus der primitiven Nierenknospe, der Ureteranlage, ist, so wenig habe ich über die Zeit des Auftretens der Glomeruli finden können. Und doch ist man wohl zu der Annahme berechtigt, dass erst von der Zeit ab von einer Harnausscheidung in der Niere die Rede sein kann, da sich wohlgebildete gefäss- und bluthaltige Glomeruli in denselben finden.

Nagel giebt, wie schon oben erwähnt, das erste Auftreten der fertigen Glomeruli beim Menschen von 30 mm Länge an. Keibel [1]) sah bei Schweineembryonen von 1,9 cm Länge die ersten Anlagen der Glomeruli und Tubuli contorti in den definitiven Nieren; bei 2,4 cm langen Embryonen fertige Glomeruli. Ove Hamburger 90 beschreibt sehr eingehend die Entwicklung der definitiven Niere bei der Maus (Mus musculus). Wenn ich seine Beschreibung richtig deute, sind bei

---

dass sie ihre von Mihalcovics angenommene exkretorische Funktion übernehmen können. Am 8.—9. Bebrütungstage sah Mihalcovics bereits regressive Veränderungen in dem Urnierenparenchym. Ich habe bei 80 Stunden alten Embryonen in den Urnieren Glomeruli gesehen, deren Grösse und Ausbildung den Glomeruli eines 22–23 Tage alten Meerschweinchens entsprachen. In der zweiten Hälfte des 7. Bebrütungstages konnte ich kräftig entwickelte Wolff'sche Körper ohne Anzeichen beginnender Involution konstatiren.

In dem Nierenmesenchym treten nach Bornhaupt am 9. Bebrütungstage die ersten Glomerulusanlagen auf, ein Zeitpunkt der mir nicht zu spät angegeben erscheint, da ich in der zweiten Hälfte des 7. Bebrütungstages noch keine Andeutungen von Anlagen der Tubuli contorti oder Glomeruli sah. Keinesfalls sind am 9. Tage in der Nierenanlage schon fertige funktionsfähige Glomeruli vorhanden.

Ein Vergleich der Zeit beginnender Rückbildung der Urniere (am 8—9. Tage) mit der Zeit vollendeter Ausbildung der Nierenglomeruli ergiebt auch für das Hühnchen einen Zeitraum, in dem eine Stockung der Sekretion anzunehmen wäre, wenn wir nicht auf Grund des hierin liegenden „Widersinnes“ die Annahme einer irgendwie beträchtlichen Harnsekretion der Urniere fallen lassen.

Ganz anders verhält sich die Urniere der Reptilien, welche nach den Arbeiten von Braun (77), Wiedersheim (90), Hoffmann (91) (in Bronn (91), Klassen u. Ordn.) ihre hohe Ausbildung weit über die Dauer des Embryonallebens hinaus behält, so dass sie im jungen Reptil „sehr lange über das erste Lebensjahr hinaus“ noch als Harndrüse funktionirt. Zwar beginnen die Rückbildungsprocesse nach Hoffmann schon in einer ziemlich frühen Zeit des Embryonallebens, schreiten aber ganz ausserordentlich langsam vor sich und vermindern nur die relative Grösse des Organs, während die absolute Grösse noch zunimmt.

Nach Wiedersheim ist die Ursache der Rückbildung der Urniere bei den Amnioten zu einem Theil in mechanischen Verhältnissen der Organlage und -grösse zu suchen.

[1]) 97 N. T. Tabelle 90, 92. 94 Studien II. Tabelle 68, 69.

11—12 mm langen Embryonen die Malpighi'schen Körperchen als potentia funktionsfähig anzusehen.

Dass die erste Anlage der Niere als Ausstülpung aus dem untersten Theile der dorsalen Wand des Wolff'schen Ganges entsteht, welche vom Nierenblastem umgeben ist, ist eine Annahme, welche von fast allen Autoren als Thatsache aufgefasst wird. Sie ist in neuester Zeit von Keibel 96 wiederum besonders hervorgehoben und für menschliche Embryonen ausser allen Zweifel gestellt. Um so auffallender ist es, dass kein geringerer als Gegenbaur 92 noch immer schreibt (Bd. II p. 124): . . . „So verhält es sich noch beim Hühnchen, indes bei Säugethieren die Anlage der Niere eine grössere Selbstständigkeit gewonnen hat, da der Nierengang nicht mehr vom Urnierengange aus, sondern vom Urachus entsteht."

Keibel beschreibt die erste Nierenanlage eines menschlichen Embryo von 6,5 mm gr. L. An seinem Wachsmodell sieht man deutlich die Nierenknospe „dorsal, ja mediodorsal aus dem Wolff'schen Gange hervorsprossen". Seine Embryonenreihe zeigt, „dass die Einmündungsstelle des Ureters in den Wolff'schen Gang allmählich ganz auf die laterale Seite herüberrückt. Gleichzeitig mit diesem Entwicklungsvorgang bahnt sich die Trennung vom Wolff'schen Gang und Ureter dadurch an, dass das Stück des Wolff'schen Ganges, welches kaudal von der Einmündung des Ureters liegt, immer kürzer wird" (p. 137). Bezüglich des entwicklungsmechanischen Vorganges bei der Ureterenwanderung schliesst sich der Autor der von Mihalcovics für das Kaninchen gegebenen Erklärung an.

Nagel giebt von seinem 8 mm langen Embryo an, der Ureter münde lateral in gleicher Höhe wie der Wolff'sche Gang in eine seitliche hornartige Ausbuchtung des Allantoisganges. Hierzu ist zu bemerken, dass sowohl der Embryo *Ru* der His'schen Sammlung von 9,1 mm *Nl.* Fig. 12 der Normentafel, wie der Embryo *H. s. Bul.* 11,5 mm *Nl.* Keibels, noch einen deutlichen, wenn auch kurzen Allantoisschenkel besitzen, wie das besonders deutlich aus dem Modell des *H. s. Bul.* hervorgeht.

Das jüngste Stadium der Nierenanlage beschreibt Nagel nicht, er erklärt die Lageveränderung der Ureteren von seinem 8 mm langen Stadium zur definitiven Lage dadurch, dass er sagt: „Durch die Erweiterung und das Längenwachsthum des Allantoisganges werden die Ureterenmündungen in die Höhe genommen,[1]) bis dieselben ihre natürliche, den Verhältnissen Erwachsener entsprechende Lage bekommen."

Sowohl Keibel wie Born 94 halten Nagel's Erklärung für „absolut unzureichend".

---

[1]) Bei menschlichen Embryonen über 22—24 mm Länge.

An Säugethieren[1]) ist die erste Anlage der definitiven Niere von Kupffer 65 an Schaf- (und Hühner)embryonen gefunden worden. Bei 8 mm langen Schafembryonen stellte er fest, „dass das bleibende Harnsystem zuerst als blindsackförmige Ausstülpung aus der Rückwand des Wolff'schen Ganges hervorgeht". Die Trennung der Ureteren vom Wolff'schen Gange beschreibt er: „Während nämlich beim Schaf der beiden Kanälen gemeinschaftliche Stamm sich zunächst verlängert, wird die Leiste, die beide Kanäle umschliesst, derartig dislocirt, dass ihr Beckenende allmählich von der Rückenwand nach vorn an die Bauchwand rückt, bis die Leisten beider Seiten in der vorderen Mittellinie mit ihren Enden zum Genitalstrang verschmelzen, dabei findet zugleich eine solche Drehung statt, dass der ursprünglich aus der hinteren Wand des Wolff'schen Ganges entspringende Nierenkanal jetzt zwischen Wolff'schem Gang und der Blase zu liegen kommt und seine Kommunikation auf dem kürzesten Wege herrstellt.

Anders geht es beim Hühnchen vor sich! Hier beginnt gleich nach der Entstehung der blindsackförmigen Nierenanlage ihre Trennung vom Wolff'schen Gange, indem beide abwärts gegen die Kloake sich von einander lösen. Da das beiden gemeinschaftliche Stück ohnehin kurz ist, so ist bereits nach 20—24 Stunden die Trennung erfolgt und die Nierenkanäle münden etwas oberhalb der Wolff'schen Gänge in die Kloake. So trifft man die Verhältnisse am Ende des 6., Anfang des 7. Tages." Ebenfalls Schafembryonen wurden von Riede 87 auf die Ureterenausstülpung untersucht.

8 mm lange Embryonen zeigten die erste Anlage der Nierenknospe dorsal am Wolff'schen Gange; auf der einen Seite war die Ursprungsstätte sogar ein wenig gegen die mediale Seite gewendet. In den Stadien zwischen 9 und 10 mm trat die Wanderung der Ureteren an die laterale Seite des Wolff'schen Ganges ein, und war bei 10 mm langen Embryonen schon vollendet. Ueber die Ursachen dieser Wande-

---

[1]) Beim Hühnchen sah ich, übereinstimmend mit den Angaben von Bornhaupt (67), Kupffer (66), Sedgwick (94) und anderen, die Nierenknospe aus dem mediodorsalen Wandtheil des distalen Endes des Wolff'schen Ganges hervorsprossen. Bei 80 Stunden alten Embryonen war die Ureterausstülpung noch sehr kurz. Sie legt sich seitlich an das geringentwickelte Nierenblastem an. Die Nierenknospe ändert ihre Lage, wie ich im Gegensatz zu der Angabe Kupffer's bemerken will, nicht innerhalb 20—24 Stunden durch Aufnahme des Allantoisschenkels in das Urodaeum. 120 Stunden bebrütete Embryonen zeigten noch deutlich einen kurzen Allantoisschenkel, der erst bei 140 Stunden alten Hühnchen verschwunden war. Eine Verschiebung der Uretereinmündung lateral am Wolff'schen Gange tritt nicht ein, entsprechend der Lage des Ureters im erwachsenen Thiere medial vom Wolff'schen Gange.

Bei Tropidonotus natrix zeigte sich das schon von Braun (77) beschriebene ganz analoge Verhalten der Ureterenausstülpung und bei Lacerta agilis an jedem Wolff'schen Gange eine cranial- und eine caudalwärts gerichtete Nierenknospe.

rung macht er keine Angaben, „da sie wohl nicht zu ermitteln wären".

Sedgwick Minot 94 schliesst sich dieser Darstellung Kupffer's an. Mihalcovics' Untersuchungen über diesen Gegenstand beziehen sich im Wesentlichen auf Kaninchenembryonen. Das erste Auftreten der Nierenknospe finden wir bei ihm nicht verzeichnet, sehr genau aber schildert er die Wanderung der Ureteren und erklärt, Kupffer kritisirend, die Verlagerung des distalen Ureterenendes an die Harnblase „auf eine viel einfachere Weise, als es Kupffer angab, nämlich durch Aufnahme der kurzen Allantoisschenkel in die Wand des Urogenitalkanales, welchem Vorgang eine Verkürzung und Verbreiterung der ersteren vorangeht. Nach der Aufnahme der Allantoisschenkel münden beide Gänge gesondert in den Urogenitalkanal, aber anfangs noch ganz nahe an einander, der lateralwärts gelegene Ureter etwas höher als der Wolff'sche Gang. In der Folge rücken aber die Einmündungsstellen der Ureteren an der hinteren Wand des Urogenitalkanales immer höher, bis sie an die Grenze der spindelförmig erweiterten Harnblase, dann an deren hintere Wand gelangen. Dabei soll man natürlich nicht an ein aktives Hinaufwandern denken, sondern einfach an eine eingeschobene Verlängerung der hinteren Wand der Allantois zwischen den Einmündungsstellen beider Gänge." Eine Drehung der Ureteren um die Achse der Wolff'schen Gänge findet nicht statt.

Reichel 93 a, b, kommt nach seinen Untersuchungen an Schweineembryonen zu der Annahme, „dass einmal die seitlichen Abschnitte des oberen Theiles des Sinus urogenitalis — die Ureteren gingen ja seitwärts der Wolff'schen Gänge ab — stärker nach oben wachsen als die mittleren, dass andrerseits die vorderen Ränder der ja doch zu Spalten umgeformten unteren Theile der Urnierengänge von oben nach unten eine Strecke weit mit einander verwachsen. Dadurch geht ihre Kommunikation mit der Blase verloren und rückt ihre Mündung auf die Rückwand der pars prostatica urethrae."

Bei allen diesen Erklärungen ist das Stadium als das erste angenommen, wo der Ureter bereits seine laterale Lage zum Wolff'schen Gange erreicht hat, wir vermissen Angaben darüber, wie es kommt, dass die dorsale, ja mediodorsale Lage des Ureters sich in die laterale verwandelt, eine Frage, die, wie mir scheint, Kupffer allein zu erklären versuchte durch die Drehung des Wolff'schen Ganges um 180°.

Eine phylogenetische Begründung der primär dorsomedialen, später lateralen Lage des Ureters am Wolff'schen Gang giebt Keibel.[1]) Nach ihm war die Einmündung der Ureteren in die dorsomediale Wand des Wolff'schen Ganges das phylogenetisch primitive. „Bei Beutlern

[1]) 96 p. 148.

bleibt das primitive Verhalten so lange bestehen, bis das untere Ende des Wolff'schen Ganges in die Blase aufgenommen ist. Der Ureter liegt nun medial vom Wolff'schen Gange; bei den höheren Säugern dagegen gewinnt der Ureter, bevor das untere Ende des Wolff'schen Ganges in die Blase aufgenommen wird, die laterale Seite des Ganges; so liegt dann der Ureter später lateral von den Wolff'schen Gängen und ebenso lateral von den Müller'schen Gängen."

Eigene Untersuchungen.

Vorangestellt sei eine Uebersicht des untersuchten Materials in Tabellenform. Die Tabellen wurden nach dem Vorbilde der in den Keibel'schen Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweines gegebenen angelegt. Sie sollen einmal den Vergleich ermöglichen der Embryonen verschiedener Species mit einander nach Maassgabe ihrer Entwicklungsstufe, sodann aber auch die Beziehungen veranschaulichen, in denen die Ausbildung der einzelnen Theile des Exkretionsapparates zu einander und zur allgemeinen Entwicklungshöhe steht.

An die Spitze der Tabellen wurden die Entwicklungsstatus zweier menschlicher Embryonen von 11,5 mm Nl. gestellt, deren einer vom H. s. Bul. der Keibel'schen Arbeit, erhoben wurde. Der zweite Embryo H. s. J_2 wurde mir von Herrn Prof. Keibel gütigst zur Bearbeitung übergeben und soll zum Vergleich mit H. s. Bul. dienen. Dann folgen von den Säugern mit frühzeitig geschlossener oder sehr enger Allantois Maus (Mus musculus) und Meerschweinchen, endlich von solchen mit persistirender Allantoisblase Maulwurf und Schwein. Vom Schwein wurden zwei wichtig erscheinende Stadien aus der Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines von Prof. Keibel wiedergegeben. Bezüglich anderer Stadien sei auf die in dem erwähnten Werke gegebenen zahlreichen Tabellen verwiesen. Leider war es aus äusseren Gründen nicht möglich, vollständige Parallelreihen der verschiedenen Species zu geben.

Das Material verdanke ich zum weitaus grössten Theil der liebenswürdigen Unterstützung meines hochverehrten Lehrers Prof. Keibel, der mir sein bedeutendes Material an ungeschnittenen und geschnittenen Amniotenembryonen bereitwilligst zur Verfügung stellte. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Prof. Keibel meinen ehrerbietigsten schuldigen Dank auszusprechen für die weitgehende Unterstützung und das fördernde Interesse, die er meinen Untersuchungen angedeihen liess. Herrn Prof. Zumstein verdanke ich eine Reihe von Meerschweinchenserien.

Bearbeitung des Materiales. Der menschliche Embryo H. s. J_2 wurde in Alkohol konservirt. Die Mäuse waren, in Chromessigsäure, dem Uterus entnommen, dann in Pikrinsublimat fixirt und in Alkohol gehärtet; sie wurden mit Boraxkarmin gefärbt, in Salzsäure-

alkohol differenzirt, dann in Alkohol wasserfrei gemacht, dem Methylgrün zur schärferen Differenzirung zugesetzt war (nach Felix), endlich nach dem bekannten Verfahren der Paraffineinbettung behandelt und in Serien zerlegt. In ganz derselben Weise wurden die Embryonen vom Meerschweinchen und Maulwurf behandelt. Die Schwein- und Meerschweinchenserien der Keibel'schen Sammlung sind in ihrer Genese in den Normentafeln und den anderen bezüglichen Arbeiten des Autors beschrieben.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Mensch H. s. Bul.	N. L. 11,5 mm.	32—33 Tage.		Die Chorda noch ungegliedert.	Medullarrohr reicht bis zur Schwanzspitze. Das Gebiet des 4. Ventrikels schon äusserlich gut kenntlich. Hemisphären deutlich gebildet.	Das Linsenbläschen durch wenige Mesodermzellen vom Ektoderm getrennt. Die verdickte hintere Wand füllt etwa die Hälfte des Lumens aus. Anlage des Glaskörpers. Pigmentschicht der Retina mit wenig Pigment.	Labyrinth beginnt sich in Bogengangs- und Cochleartheil zu sondern. Ductus endolymphaticus als langer, blind endender Kanal vorhanden.	Primitive Choanen nach der Mundhöhle zu noch abgeschlossen.	Der Hypophysenauswuchs der Mundbucht steht mit dieser noch frei in Kommunikation. Das Infundibulum stülpt ihn wenig vor.

Tab. 1.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoiden	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnleisten cf. Röse Anm. 1.	Der Magen hat seine rechte Seite nach hinten, die linke nach vorn gewendet. Schwanzdarm noch in Resten vorhanden. cf. Anm. 2. Leber umfängliches Organ. Pankreasanlage einheitlich. Duct. choledochus, mit D. Wirsungianus vereint, mündet in gleicher Höhe mit Duct. Santorinianus.	In den Lungenanlagen sind Haupt- und einige Nebenbronchen. Anlage des Diaphragma. Thyreoidanlagen noch nicht vereinigt. Thymus angelegt.	Wolff'scher Körper wohl entwickelt mit zahlreichen Glomerulis und gewundenen Querkanälchen. Wolff'scher Gang entsendet an seinem untersten Teil nach lateral den Nierengang. Nierenanlage lässt die Anlage des Nierenbeckens deutlich erkennen. Septum Douglasii hat fast die Kloake aufgetheilt. Sinus urogenitalis durch Kloakenplatte verschlossen, lässt cranial deutlich die Harnblasenanlage erkennen, cf. Anm. 3. In letztere münden W. G. und Harnleiter, zu kurzem Allantoisschenkel vereinigt. Keimdrüse angelegt, noch nicht differenzirt.	Ventrikel stehen noch in breiter Kommunikation. Conus arteriosus in der Theilung begriffen; deutliche Venenklappen.	Schmidt'sche Milchplatte vorhanden, erste Milchdrüsenanlage.	Axenskelet im vorknorpeligen Stadium.		Allantoisgang im Embryo noch offen, geht in die Spitze der Harnblasenanlage über.	Zwischen Fig. 15 u. 16 der His'schen Normentafel. [1]) Anat. Anz. 1893 Nr. 1 Röse: Ueber d. erste Anlage der Zahnleiste beim Menschen. [2]) Arch. f. An. u. Physiol. 1891 Keibel: Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. [3]) Arch. f. An. u. Entw. 1896 Keibel: Entw.-Gesch. d. menschl. Urogenitalapparates.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Mensch H. s. J. 2 Berlin Tab. 2.	N. L. 11,5 mm. Scheitel Nackenlinie : 8 mm.	32–33 Tage.	Zwischen Fig. 14 und 15 der His'schen Normentafel. Sehr stark ausgesprochene Nackenbeuge. Rücken zieml. gestreckt. Ausgebildeter, äusserer Schwanz. 29 Urwirbel äusserlich sichtbar.	Keine intravertebralen Einschnürungen der Chorda.	Wie beim vorigen.	Linsenbläschen liegt dem Ektoderm nahe an. Das Lumen ist knapp zur Hälfte ausgefüllt. In der Pigmentschicht wenig Pigment. Anlage des Glaskörpers.	Vorderer und horizontaler Bogengang deutlich, vom Cochleartheil ziemlich scharf getrennt. Ductus endolymph. lang, endet blind.	Choanen nach der Mundhöhle zu noch verschlossen. Jakobson'sche Organe stehen mit der Nasenhöhle in freier Kommunikation.	Breite Kommunikation der Hypophysenausstülpung mit der Mundbucht; das Infundibulum ragt wenig weit in sie hinein.
Maus I Tab. 3.	Gr. L. 4 mm. N. L. 3,7 mm.		Rückenfläche mässig stark gekrümmt. Die Extremitäten lassen noch keine Differenzirungen äusserlich erkennen. Schwanz stark eingerollt.	Die Chorda zeigt keine Einschnürungen.	Medullarrohr reicht bis zur äussersten Schwanzspitze. D. Hemisphären d. Grosshirns deutlich.	Die Linse ist noch nicht vom Ektoderm abgeschnürt, aber nach aussen abgeschlossen. Sie beginnt die primäre Augenblase einzustülpen.	Die Labyrinthblase liegt der Haut nahe, ist noch nicht in Bogengangs- und Cochleartheil geschieden. Ductus endolymphaticus.	Deutliches Nasenfeld und Nasengrübchen. Vom Jakobson'schen Organ noch keine Andeutung.	Hypophysenanlage als zieml. breite Ausstülpung der Mundbucht zum Zwischenhirn. Von einem aussprossenden Infundibulum noch nichts zu sehen.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
D. Zahnleisten wie bei H. s. Bul. angelegt.	Der Magen hat seine Querdrehung noch nicht vollendet. Leber kräftig entwickelt. D. Pancreas ist einheitlich, die beiden Ausführungsgänge münden wie bei H. s. Bul. in den Darm.	Trachea mit Haupt- und Nebenbronchen. Thyreoideaanlagen noch nicht vereinigt. Anlage des Thymus.	Wolff'scher Körper reicht zieml. weit cranialwärts, enthält reichlich Glomeruli und Tubuli secretorii et collectivi. Nierenanlage zeigt Andeutung des Nierenbeckens. Kloake kurz, Sinus urogenitalis und Kloake durch die Kloakenplatte verschlossen. Keimdrüsenanlage nicht differenzirt. W. G. u. Ureteren wie bei H. s. Bul.	Ventrikel noch in breiter Kommunikation. Conus arteriosus beginnt sich zu theilen.	Milchleiste angelegt.	Vorknorpeliges Stadium.	Die obere Extremität: deutliche Ellenbogenbeuge und erste Andeutung von Differenzirung der Endplatte. Untere Extrem. ohne Endplatte.	D. intraembryonale Theil des Allantoisganges ist offen.	Der Embryo zeigt fast völlige Uebereinstimmung im Entwicklungsstadium der Organe mit H. s. Bul.
	Magen hat noch seine primit. Längsstellung. Schwanzdarm lang. Leber ziemlich klein. Pankreas mit doppelter Anlage.	Trachea in zwei Hauptbronchen getheilt.	Wolff'scher Körper mit Querkanälen, keine Glomeruli. Sehr kurze Nierenknospe als dorsomediale Ausstülpung des untersten Abschnittes des Wolff'schen Ganges. Der W. G. endet blind kurz vor der Kloake. Kloake relat. geräumig, ventral durch die Kloakenmembran verschlossen.	Ventrikel in breiter Kommunikation. Vorhofs- u. Ventrikelsepten angelegt.		Keine deutlichen Skeletanlagen.	Beide Extremitätenpaare angelegt; keine Andeutung d. Ellenbogenbeuge. Keine Endplatte.	Nicht deutlich zu verfolgen.	Ungünstige Schnittrichtung am Schwanzende in Folge der starken Einrollung. Fig. 16.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maus II Tab. 4.	Gr. L. 4,2 N. L. 3,7 Stirn Scheitell. 1,8.		Stärkere Einkrümmung des Rückens als bei I. Keine Differenzirungen an den Extremitäten. Starke Einrollung des Schwanzes.		Medulla bis zur Schwanzspitze. Grosshirnhemisphären deutlich.	Linse noch nicht vom Ektoderm abgeschnürt, ihre Wand überall gleichmässig dick. D. Augenblase ist eingestülpt, die eingestülpte Wand dicker als die äussere. Breite Kommunikation der Augenblase mit den Hirnblasen.	Labyrinthblase noch dicht unter der Haut. Schwache Andeutung der Auftheilung in Bogengangs- und Schneckentheil. Ductus endolymphaticus blind endender Gang.	Nasengrube vertieft. Andeutung des Jakobson'schen Organes.	Kein deutliches Infundibulum. Von der Mundbucht Hypophysenausstülpung nach der Basis des Zwischenhirns.
Maus III Tab. 5.	Gr. L. 5,7 N. L. 5,2.		Rückenfläche stark gekrümmt.	Chorda ohne intravertebrale Einschnürungen.	D. Grosshirnhemisphären ziemlich stark entwickelt.	Linsenbläschen fast ganz vom Ektoderm abgeschnürt. Die Wand ist überall gleichmässig dick. Die äussere Wand der sek. Augenblase ist durch Einlagerung geringer Menge Pigment zur Pigmentschicht geworden. Anlage d. Glaskörpers.	Die Sonderung in Bogengangs- und Cochleartheil des Labyrinthes hat begonnen.	Primitive Choanen noch nicht in die Mundbucht mündend. Anlage des Jacobson'schen Organs, breite Verbindung mit der Nasengrube.	Deutliche Hypophysenausstülpung der Mundbucht und des Zwischenhirns. Infundibulum buchtet das Hypophysensäckchen vor.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
	Magen noch in Längsstellung. Leber wohl entwickelt. Anlage der Gallenblase. Doppelte Anlage des Pankreas. Langer Schwanzdarm.	Zwei Hauptbronchen in der Lungenanlage.	WOLLF'sche Körper mit Querkanälchen, aber ohne Glomeruli. Nierenknospe dorso-medial aus dem caudalen Ende des W. G. entspringend. WOLLF'sche Gänge münden in die Kloake. Kloake durch Kloakenmembran verschlossen.	Ventrikel in breiter Kommunikation.		Keine deutlichen Skeletanlagen.	Extremitäten noch undifferenzirt.	Nicht deutlich zu verfolgen.	
	Magen noch in Längsstellung. Leber volumiнös. Pankreas paarige Anlagen. Kurzer Schwanzdarm.	Trachea mit Haupt- u. Nebenbronchen.	WOLFF'sche Körper mit Querkanälchen aber ohne Glomeruli. Sehr wenig umfängliche Organe. Nierengang verlängert, mündet dorsal in den caudalen Theil des W. G. W. G. mündet lateral in den Sinus urogenitalis. Kloake verkürzt, durch ventrale Kloakenplatte nach aussen verschlossen. Anlage der indifferenten Keimdrüsen.	Ventrikel in breiter Kommunikation.		Axenskelet im vorknorpeligen Stadium.	An der vorderen Extremität wird die Ellenbogenbeuge kenntlich. D. Endplatte angelegt. An der hinteren Extremität noch keine deutlichen Differenzirungen.	Eine Strecke weit oberhalb der Harnblasenanlage ist der Urachus obliterirt und nicht weiter zu verfolgen.	Fig. 9 Fig. 12 u. 13.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maus IV.	G. L. 6,5 N. L. 5,7		Rückenkrümmung nicht bedeutend. Schwanz weniger eingerollt als bei III u. II. Deutliche Anlage des äusseren Ohres.	Chorda ohne Einschnürungen.	Medullarrohr erreicht die Schwanzspitze. Starke Entwicklung der Hemisphären.	Linse durch Mesoderm vom Ektoderm getrennt. D. Lumen ist über die Hälfte ausgefüllt. Anlage d. Glaskörpers. Pigmentschicht der Retina. D. Lumen des Opticus bedeutend enger als bei III.	Bogengangstheil und Schneckenanlage in der Trennung von einander. Vorderer Bogengang.	D. linke prim. Choane in freier Verbindung mit d. Mundbucht, d. rechte durch sehr zarte Membran getrennt. Jakobson'sches Organ kommunizirt mit d. Nasenhöhle. Andeutung des Nasenknorpels u. d. Muscheln als schwache Kontouren.	D. Hypophyse steht nur durch dünnen soliden Strang mit d. Mundbucht in Verbindung. Infundibulum stülpt sich bedeutend vor.

Tab. 6.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Anlage von Schmelzleisten.	Magen beginnt seine linke Seite nach vorn, die rechte nach hinten zu drehen. Schwacher Rest des Schwanzdarms. Im physiol. Nabelbruch mehrere Darmschlingen. Pankreas ansehnliche paarige Drüsenanlage. Leber umfänglich, in Lappen getheilt. Gallenblase vorhanden. Duct. choled. mit Duct. Wirsung. mündend.	Haupt- und zahlreiche Nebenbronchen; Lungen zeigen Theilung in Lappen. Anlagen d. Thymus und Thyreoidea. Anlage des Diaphragma.	Wolff'sche Körper unbedeutend an Ausdehnung, treten gegen die Keimdrüsenanlage zurück. Nur Querkanälchen, keine Glomeruli. Def. Niere zeigt dichotomische Theilung der Ureteranlage im Nierenmesenchym. Wolff'scher Gang nimmt lateral die Ureteren auf, mündet lateral in die Harnblasenanlage mit dem Allantoisschenkel. Kloakengang. Sinus urogenital. u. Mastdarm duch d. Kloakenplatte nach aussen verschlossen. Anlage des Müller'schen Ganges.	Ventrikel kommuniziren noch in ihren oberen Abschnitten. Conus arteriosus beginnt sich zu theilen.		Vorknorpeliges Stadium des Axenskeletes.	Ober- u. Unter-Extremitäten zeigen Ellenbogen- u. Kniebeuge. Endplatten tragen Andeutungen der Fingerstrahlen.	Kurz oberhalb der Harnblasenanlage geschlossen.	

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maus IV a. Tab. 7.	in utero geschnitten, daher nicht gemessen.			Keine Einschnürungen in der Chorda.	Hemisphären stark ausgebildet.	Mesoderm trennt die Linsenblase vom Ektoderm. Linse zu $^2/_3$ ihres Lumens ausgefüllt. Glaskörperanlage. Sehr wenig Pigment auch in der Pigmentschicht.	Vorderer und horizontaler Bogengang mit dem Utriculus vom Sacculus getrennt. Duct. endol. lang.	Innere Choanen münden frei in die Mundbucht. Andeutung der Nasenmuscheln und des Nasenknorpels. Jakobson'sches Organ in freier Kommunikation.	Sehr dünner Hypophysenstiel. Hypophysensäckchen umfangreich, beginnt zwei Schläuche auszusenden.
Maus V. Tab. 8.	G. L. 8 mm N. L. 7 mm.		Deutlicher Maustypus durch Verlängerung des Schnauzentheiles. Aeusseres Ohr und Lidanlage.	Intravertebrale Einschnürungen der Chorda.		Linsenlumen ca. zu $^3/_4$ ausgefüllt. Wenig Pigment in der Pigmentschicht.	Sacculus von Utriculus schärfer gesondert.	Deutliche Anlage der Nasenknorpel. Nasenmuscheln stärker vorspringend.	Kein Hypophysenstiel mehr nachweisbar. Zwei seitliche Hypophysenschläuche beginnen hervorzusprossen.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
	Querdrehung des Magens noch nicht vollendet. Leber umfänglich, in Lappen getheilt. Paarige wohlgebildete Pankreasanlage.	Hauptund Anzahl Nebenbronchen. Anlagen der Thymus Thyreoidea. Diaphragma.	Bietet die gleichen Verhältnisse wie Maus IV.	Ventrikel kommuniziren noch mit einander.		Vorknorpeliges Stadium.	In den Endplatten sind noch keine deutlichen Skeletanlagen zu erkennen.	Kurz über d. Harnblasenanlage geschlossen. Im Nabelstrang keine Allantois mehr nachweisbar.	Wurde in dem Uterus geschnitten.
Deutliche Anlage von Schmelzleisten.	Magen in frontaler Stellung. Pankreas ansehnliches Organ. Leber sehr umfänglich. Sehr kurzer Schwanzdarmrest.	Lappenbildung den Lungenanlagen.	WOLFF'sche Körper ganz rudimentäre Organe mit Querkanälchen, ohne Glomeruli. Defin. Niere mit dichot. Verzweig. d. Ur. 1. bis 3. Ordn. Anlagen gewundener Kanälchen. Keimdrüsen ziemlich bedeutend, aber indifferent. Ureter und W. G. fast gleichzeitig in d. Harnblasenanlage mündend. Sinus urogenitalis, After geschlossen. MÜLLER'scher Gang reicht ziemlich weit abwärts.	Conus arteriosus getheilt. Ventrikelseptum erreicht fast das Endothelkissen an der Basis cordis.		Uebergang zum knorpeligen Stadium.	D. Endplatten beginnen in ihrem Inneren knorpelige Strahlen zu bilden.	Allantois geschlossen.	Fig. 10.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maus VI. ♀	G. L. 9,5.		Sehr deutlicher Mäusetypus.	Mit intravertebralen Einschnürungen.	Die Medulla erreicht die Schwanzspitze nicht mehr. Mächtige Ausbildung der Hemisphären, weite Seitenventrikel. For. Monroi enger geworden.	Linsenlumen ganz ausgefüllt. Ductus nasolacrymalis erreicht die Nasenhöhle. Augenlidanlage.	Vollendete Trennung d. Sacculus und Utriculus. Anlage des knöchernen Labyrinthes. Duct. endolymph. enden an d. Innenfläche der Schädelkapselanlage. Ohrmuschelanlage.	Starke Entwicklung der Nasenmuscheln und -Knorpel. Jakobson'sches Organ mit der Nasenhöhle in freier Kommunikation.	Anlage von Hypophysenschläuchen am vorderen Hypophysenläppchen.

Tab. 9.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnleisten.	Sehr zahlreiche Dünndarmschlingen im Nabelbruch. Querdrehung des Magens vollendet. Pankreas grosse acinöse Drüse. Leber sehr umfängliches, tief gelapptes Organ. After geöffnet.	Reich verzweigter Bronchialbaum in den Lungen. Diaphragma fast geschlossen.	WOLFF'sche Körper ganz unbedeutende Organe; wenige Querkanälchen. Ovarien zieml. grosse eiförmige Organe. Definit. Niere mit Anlagen von Tubuli contorti und MALPIGHI'schen Körperchen. W. G. einwärts und etwas caudal vom Ureter mündend. MÜLLER'sche Gänge reichen bis zum Sinus urogenitalis herab. Sinus urogenitalis im Begriff, sich zu entfalten. Ganz kurzer Damm gebildet.	Septum ventriculorum erreicht das Endothelkissen des Ostium atrio-ventriculare. Vorhofsseptum bis auf d. For. ovale vollständig.	Haaranlagen. Milchleisten.	Knorpeliges Stadium im Axenskelett und in den Extremitäten.	Deutliche Finger- und Zehenanlagen in den Endplatten der Extremitäten. Knorpelige Skeletanlagen darin.	Allantois geschlossen.	

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Meerschweinchen. I.		18—19 Tage.		Chorda ohne Einschnürungen.	Medullarrohr reicht bis zur Schwanzspitze. Grosshirnhemisphären deutlich erkennbar.	Linsenblase durch Mesoderm vom Ektoderm getrennt. Lumen etwas mehr als zur Hälfte ausgefüllt. In der Retina kein Pigment. Glaskörperanlage.	Labyrinthbläschen vom Ektoderm ganz getrennt, lässt noch keine Differenzirung des Schnecken- vom Bogengangstheil erkennen. Duct. endolymph. lang ausgezogener Kanal.	Primit. Choanen noch geschlossen. Jakobson'sche Organe angelegt als mediale Ausstülpungen des Nasenganges.	Hypophysensäckchen durch sehr engen Gang mit der Mundbucht in Verbindung. Infundibulum ausgestülpt.

Tab. 10.

Mund	Verdauungstraktus, Leber,, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument.	Skelett	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
	Magen steht schräg zur Sagittallinie des Körpers. Leber kräftig entwickelt, lässt Lappung erkennen. Anlage der Gallenblase.	Trachea mit Haupt- und je zwei Nebenbronchen.	WOLFF'scher Körper mit Querkanälchen und jungen Glomerulusanlagen. Nierenknospe epithelialer blind geschlossener kolbig aufgetriebener Gang, vom mediodorsalen Wandtheil des WOLFF'schen Ganges hervorgesprosst. Kloake ziemlich geräumig; ventral durch Kloakenmembran verschlossen. Schwanzdarm ziemlich lang. MÜLLER'scher Gang nicht angelegt. Anlage der Keimdrüsen.	Septum ventriculorum noch sehr niedrig. Septum I et II atriorum angelegt.		Vorknorpeliges Stadium		Enger schlitzförmiger Kanal.	Serie des Herrn Prof. ZUMSTEIN.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Meerschweinchen. II.	7,5 mm Gr. L. 6,3 N. L.	21—22 Tage.		Chorda ohne Einschnürungen.	Medullarrohr bis zur Schwanzspitze reichend. Grosshirnhemisphären sehr deutlich ausgeprägt.	Linsenlumen bis auf einen engen Schlitz ausgefüllt. Pigmentschicht der Retina enthält Pigment.	Labyrinthbläschen hat seine Differenzirung noch nicht begonnen. Ductus endolymphaticus deutlich.	Choanen gegen die Mundbucht zu geschlossen. JAKOBSON'sches Organ eine Ausbuchtung des Nasenganges.	Hypophysenbläschen durch einen soliden dünnen Strang mit der Mundbucht in Verbindung. Infundibulum ausgestülpt.

Tab. 11.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelett	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnleisten nicht erkennbar.	Magen steht fast ganz quer. Leber kräftiges Organ, deutlich gelappt. Gallenblase angelegt.	Trachea mit Haupt- und je zwei Nebenbronchen.	Wolff'scher Körper mit Querkanälchen und Glomerulusanlagen. Keine ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen. Nierenknospe ohne Aussprossungen des kolbig erweiterten Endes im dichten Nierenblastem. Keine Differenzirungen in letzterem. Kloake in ihrem oberen Abschnitte aufgetheilt. In den Sinus urogenitalis münden die Allantoisschenkel, dorsal in den Wolff'schen Gang die Ureteranlage. Schwanzdarm vorhanden. Kloakenmembran bildet ventralen Abschluss der Kloake. Anlage der Keimdrüsen. Müller'scher Gang noch nicht nachweisbar.	Septum ventriculorum niedrig. Breite Kommunikation der Ventrikel. Sept. I et II atriorum angelegt.		Vorknorpeliges Stadium.	Vordere Extremität lässt die Ellenbogenbeuge erkennen; hintere Extremität ohne sichtbare Andeutung einer Gliederung.	Allantois enger Kanal mit schlitzförmigem Lumen.	Serie des Herrn Professor Zumstein. Fig. 7 u. 11.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Meerschweinchen. III. ♂ Tab. 12.	N. L. 14 mm Gr. L. 16 mm.	25 Tage.	Rumpf ziemlich gestreckt, Kopf von der Brust abgehoben. Deutliches Hervortreten der Grosshirnhemisphären. Nackenhöcker noch deutlich. Scheitelhöcker stark prominent. Deutliche Anlage der Ohrmuschel. Vorder- und Hinter-Extremitäten mit theilweise getrennten Finger- und Zehenanlagen.	Chorda zeigt intravertebrale Einschnürungen.	Medullarrohr in der Schwanzspitze sehr rudimentär. Grosshirnhemisphären umfangreich.	Linse ganz ausgefüllt. Trennung vom Ektoderm vollständig. Anlage des Thränennasenganges, des Augenlides, Muskeln des Bulbus. Retina beginnt sich in Schichten zu sondern.	Deutliche Anlage der Ohrmuschel. Cochlear- u. Bogengangstheil des Labyrinthes getrennt.	Freie Kommunikation der Nasenhöhle durch die Choanen mit der Mundbucht. Nasenmuscheln kräftig entwickelt. Jakobson'sches Organ mit der Nasenbucht durch engen Gang verbunden. Knorpelige Anlage der Nasenmuscheln und des Septum.	Hypophysensäckchen nicht mehr in Verbindung mit der Mundbucht, beginnt Schläuche auszusenden.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnleisten mit Zahnpapille und Schmelzmembran.	Leber sehr grosses Organ mit Gallenblase. Ductus choledotus mündet mit Ductus Wirsungianus vereinigt in gleicher Höhe mit dem Duct. Santorinianus in den Darm. Pankreas doppelte Anlage, kräftig entwickelt. Magen hat seine definitive Lage eingenommen.	Reich verästelter Bronchialbaum in den umfänglichen Lungenanlagen.	Wolff'sche Körper mit weiten und engen Querkanälchenabschnitten. In den Glomerulis z. Th. regressive Veränderungen. Definitive Niere: Kappenförmig auf den Ureterenzweigenden aufsitzende Anlagen der Tubuli contorti. Zahlreiche Sammelgänge. Keimdrüse ♂. Penis mit dorsaler Genitalrinne. Kloake ganz aufgetheilt. Sinus urogenitalis, After verschlossen. Müller'sche Gänge reichen weit abwärts. Ureteren von den Wolff'schen Gängen getrennt, münden lateral von den letzteren.	Ventrikel getrennt. Septum atriorum bis auf Foramen ovale geschlossen.	Haaranlagen.	Axenskelet im knorpeligen Stadium.	In den Extremitäten deutliche knorpelige Skeletanlagen.	Allantois, so weit im Nabelstrang zu verfolgen, sehr eng.	

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maulwurf I*	Gr. L. 7 Nl. 6, 3		Rückenkrümmung mässig stark. Nackenbeuge sehr deutlich.	Chorda ohne intravertebrale Einschnürungen.	Das Medullarrohr reicht bis zur Schwanzspitze. Grosshirnhemisphären deutlich.	Das Linsenbläschen hat eine praliné-artige Form, ist mit breiter Basis dem Ektoderm eng angelagert. Sein Lumen ist noch nicht zur Hälfte ausgefüllt. Sehr starke Pigmentirung der äusseren Retinahälfte.	Bogengangs- und Cochleartheil des Labyrinths beginnen sich zu sondern. Zieml. langer Duct. endolymphaticus, als langer schmaler blind endender Gang vorhanden.	Primitive Choanen noch von der Mundbucht getrennt. Keine Andeutung der Nasenknorpel. Unbedeutende Anlage der Nasenmuscheln. Jakobson'sches Organ angelegt.	Hypophysenbläschen durch soliden Strang mit der Mundhöhle in Verbindung. Das Infundibulum umgreift das Hypophysenbläschen.

Tab. 13.

*) Maulwurf Ia, Gr. L. 7,5 Nl. 6,7 obere Hälfte in Querschnitte, untere in Längsschnitte zerlegt, bot sehr ähnliche Entwicklungsverhältnisse.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelett	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
	Magen noch in der Längsrichtung des Körpers. Pankreas aus 2 kräftigen drüsigen Anlagen bestehend. Leber sehr voluminös. Oesophagus mit deutlicher Differenzirung seiner Wandschichten. Kurzer Rest von Schwanzdarm.	Trachea mit Haupt- und einigen Nebenbronchen.	Wolff'scher Körper: umfängl. Organ, zahlreiche Glomeruli und Querkanälchen. Niere: Zahlreiche Verzweigungen des Ureters, auf deren Enden die Anlagen der Tubuli contorti aufsitzen. W. G. mündet, mit dem lateral entspringenden Ureter zum Allantoisschenkel vereinigt in die Harnblasenanlage. Kloakengang vorhanden. After, Sinus urogenitalis verschlossen! Erste Anlage der Müller'schen Gänge. Keimdrüse indifferent.	Ventrikel kommuniciren durch unbedeutende Oeffnung des Septum. Conus arteriosus beginnt sich in Aorta und Pulmonalis zu theilen.		Vorknorpeliges Stadium des Axenskelets.	In der vordern Extr. beginnen die Endplatten sich zu differenziren. An der hinteren ist die Kniebeuge angelegt. Keine Differenzirung der Endplatte.	Durchweg durchgängig, jedoch an mehreren Stellen stark stenosirt.	

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maulwurf II. Tab. 14.	Gr. L. 8,5 N. L. 7,5		Nackenbeuge deutlich. Der Schnauzentheil des Gesichtes ist verlängert. Die Extremitäten zeigen sehr deutliche Finger- und Zehenanlagen.	Chorda ohne intravertebrale Einschnürungen.	Das Medullarrohr ist im äussersten Theile des Schwanzes stark rudimentär.	Lumen der Linsenblase etwa zur Hälfte ausgefüllt. Sehr starke Pigmentschicht der Retina.	Das Labyrinth zeigt fortgeschrittene Differenzirung des Schnecken- und Bogengangtheiles.	Choanen kommuniziren frei mit der Mundbucht. JAKOBSON'sches Organ in Verbindung mit der Nasenhöhle.	Das Hypophysenbläschen ist von der Mundbucht getrennt, sendet einzelne Schläuche aus. Infundibulum ragt weit hinein.
Maulwurf III. ♀ Tab. 15.	Gr. L. 9 mm N. L. 8,3 mm.		Deutlich erkennbarer Maulwurfstypus. Kopf liegt der Brust noch nahe an. Aeusseres Ohr deutlich. Nackenbeuge weniger deutlich als bei II.	Chorda zeigt leichte intravertebrale Einschnürungen.	Medullarrohr in der Schwanzspitze sehr rudimentär.	Anlage des Augenlides und des Thränennasenganges. Linse zum grössten Theil ausgefüllt.	Horizontaler und vorderer Bogengang sehr deutlich. Abschnürung des Sacculus vom Utriculus weiter vorgeschritten.	Deutliche Entwicklung der Nasenmuscheln und der knorpeligen Theile der Nase. JAKOBSON'sche Organe kommuniziren durch engen Gang mit der Nasenhöhle.	Hypophysenschläuche.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Schmelzleisten angelegt.	Magen ist in der Drehung seiner linken Seite nach vorn begriffen. Pankreas stark entwickelt. Leber deutlich in Lobi abgetheilt. Zahlreiche Dünndarmschlingen im Nabelbruch. Schwanzdarm nicht mehr vorhanden.	Die Bronchen sind durch zahlreiche dichotomische Theilungen vermehrt.	Urniere stark entwickeltes Organ. Def. Niere mit zahlreichen Anlagen von Tubulis contortis und Glomerulis. Keimdrüsen indifferent. MÜLLER'scher Gang im oberen Bereich des W. G. gebildet. WOLFF'scher Gang mündet in gleicher Höhe mit dem Ureter in die Harnblasenanlage. Kloake ganz aufgetheilt. After, Sinus urogenitalis verschlossen.	Das Septum ventriculorum hat fast das Endothelkissen des Atrioventricularostium erreicht.		Im Axenskelet beginnende knorpelige Anlagen.	In den Endplatten der vorderen Extremität deutlich strahlige knorpelige Skeletanlagen. Auch die hintere Extr. beginnt ihre Endplatte zu differenziren.	Durchweg durchgängiger, aber theilweise stark verengter Canal.	
Zahnleisten mit Zahnpapillen.	Querdrehung des Magens fast vollendet. After geschlossen. Zahlreiche Darmschlingen im Nabelbruch.		Urniere kräftig entwickelt, hat aber an Längenausdehnung merklich abgenommen. Das Parenchyn trägt Zeichen beginnender Involution. Def. Niere: zahlreiche Anlagen der Tubuli contorti, keine ausgebildeten Glomeruli. Keimdrüsen weiblich, Sinus urogenitalis geschlossen.	Ventrikel kommuniciren nur durch enge Spalte am Endothelkissen der Atrioventrikularostien. Conus arteriosus getheilt.	Haaranlagen, Milchleiste.	Knorpelige Anlagen der Wirbelkörper und Wirbelbogen.		Allantoisgang offen.	

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Maulwurf IV ♂ *) Tab. 16.	Gr. L. 11 mm. N. L. 10,3.		Deutl. Maulwurfstypus. Ohrmuschel deutlich, Augenlider. Zehen ziemlich scharf von einander gesondert. Rücken wenig gekrümmt.	Intravertebrale Einschnürungen.		Augenlider. Thränennasengang erreicht fast die Nasenhöhle. Linse ausgefüllt.	Sacculus und Utriculus scharf geschieden. Ductus endolymphaticus lang, endet blind.	Nasenmuscheln gut entwickelt.	Hypophysenschläuche.
Schwein 273 Tab. 17.	Gr. L. 8,6. N. L. 8,4. Stirnscheitel 3,1.	20 Tage.	DerEmbryo ist nur noch wenig spiralig von rechts nach links gedreht. Deutl. Schwanz. Im Sinus praecervicalis ein deutl. vierter Kiemenbogen. Kräftiger Oberkieferfortsatz. Linsenanlage äusserlich kenntlich. 41 Urwirbel deutlich.		Trigeminusganglion äusserlich kenntlich. Das Medullarrohr reicht bis an die Schwanzspitze.	Ausgebildete sekundäre Augenblase. Die Linsenanlage ist im Begriff sich vom Ektoderm abzuschnüren, Zellen im Linsenlumen.	Ohrbl. ganz abgeschlossen. Anlage des Duct. endolymphaticus.	Aeusserl. deutl. Nasengrübchen, lateraler und medialer Nasenfortsatz.	Hypophyse.

*) Maulwurf IVa ♂ Gr. L. 11,2, N. L. 10,6 in Längsschnittserie zerlegt, bot ganz übereinstimmende Befunde. Fig. 1.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnpapillen und Schmelzmembran sehr deutlich.	Magen hat seine Querdrehung vollendet. After geöffnet.	Lungen umfängliche gelappte Organe mit reichlichen Bronchialverzweigungen. Diaphragma eine starke Membran.	Urniere zeigt beträchtliche Reduktion seiner Länge und des Parenchyms. In der Niere zahlreiche und z. Th. wohlentwickelte kleine Glomeruli. Hoden kräftig entwickelt. Penis mit dorsaler Genitalrinne. Sinus urogenitalis geschlossen! Kurzer Damm. Müllfr'sche Gänge reichen bis zum Sinus urogenitalis herab.	Septum ventriculorum geschlossen. Atria kommuniziren noch durch das Foramen ovale.	Milchleisten. Viele kleine Haarfollikel.	Knorpelskelet. Keine Verknöcherungen.	Deutliche Knorpelanlagen der Zehen in beiden Extremitätenpaaren.	Allantoisgang offen.	
	Magen bereits ziemlich weit gedreht. Leber in Lappen getheilt. Gesonderte ventrale und dorsale Pankreasanlage. Der Schwanzdarm in Rückbildung begriffen.	Lungenanlage. Mediale Thyreoidea. Erste Anlage der lateralen Thyreoidea fraglich. (?)	Erste Anlage der Nierenknospe. Die Wolff'schen Gänge münden noch in die Kloake	Das Septum ventriculorum erreicht nahezu das Endothelkissen des Ostium atrioventriculare; ebenso das Septum primum. Das Sept. II beginnt sich zu bilden. Deutliche Venenklappen.			Alle vier Extremitäten haben Flossenform.	Allantois, Länge 16 mm Breite 46 mm.	Studien II Tab. 61. N. T. Tab. 71. Keibel: Studien II Fig. 61a 61b. Fig. 4, 14.

Bez.	Maasse	Alter	Körperform	Chorda	Nervensystem	Auge	Ohr	Nase	Hypophyse
Schwein 317 Tab. 18.	Gr. L. 23 N. L. 19 Schnauzen-Scheitel 10,8. Stirn-Scheitel 8,8. Scheitel-Nacken 6,2.		Ausgesprochener Schweinetypus. Nasenhöcker sehr gering. D. vorderen Extremitäten beginnen ihre plantaren Flächen kaudal zu kehren.	Chorda im Rumpfe rosenkranzförmig.	Pia und Dura gesondert. Das im Schwanze sehr rudimentäre Medullarrohr ist nicht mehr bis zur Schwanzspitze zu verfolgen.	Augenlider, Plica semilunaris angelegt. Thränennasengang erreicht die Nasenhöhle.	Ausgeprägte Anlage des äusseren Ohres.		Das vordere Hypophysenläppchen beginnt in Schläuche auszuwachsen.

Der Sinus urogenitalis, Mesonephros und Metanephros der einzelnen Säugethierembryonen.

Mensch H.s. Bul. Tab. 1. Die Ableitungswege des Urogenitalapparates dieser Embryo sind so eingehend in Wort und Bild von Keibel (96) geschildert, dass bezüglich dieser auf jene Arbeit zu verweisen ist. Die Urnieren bieten genau den gleichen Befund wie die des gleich zu beschreibenden H. s. J_2.

Mensch H.s.J_2 Berlin. Tab. 2. Wie schon erwähnt, wurde dieser Embryo als Vergleichsobjekt zu H.s. Bul. untersucht, gegen den der Angriff Nagel's vornehmlich gerichtet ist, da dieser Embryo seiner Schilderung der normalen „Kloakengrube" und der freien Ausmündung des Sinus urogenitalis und Afters nicht entspricht.

Mund	Verdauungstraktus, Leber, Pankreas	Respirationstraktus, Thymus, Thyreoidea	Urogenitalapparat	Herz und Gefässe	Integument	Skelet	Extremitäten	Allantois	Bemerkungen
Zahnleisten, Munddrüsen.	Damm eben gebildet, After offen.	Trachea ca. 37,20μ Thyreoideaanlage verschmolzen, laterale nicht mehr in Verbindung mit ihrem Mutterboden. Thymusanlagen haben sich erreicht; sie sind vom Mutterboden abgeschnürt. Muskelanlagen im Zwerchfell. Das Zwerchfell ist fast geschlossen.	In der Niere bilden sich reichlich Glomeruli und Tubuli contorti. Die Ureteren münden kurz vor der Ausmündungsstelle des W. G. in diese ein. Geschlechtsdrüse indifferent. Die MÜLLER'schen Gänge eine Strecke weit angelegt.		Mammaranlagen vollkommen gesondert. Haare im Kopfgebiet deutlich angelegt.	Häutiger und knorpeliger Schädel, auch sonst ausgebildetes Knorpelskelet. Noch kein Knochen.	Ausgesprochene Hand- und Fussstrahlen.		Normentafel Tab. 92. Schw. Berl. 96 41. N. T. Fig. 29.

Um den wichtigsten Punkt voran zu stellen: Der Sinus urogenitalis, der enge Kloakengang und damit auch das Ende des Mastdarms sind vollständig durch die Kloakenplatte von der Aussenwelt geschieden! Das Septum Douglasii hat die entodermale Kloake bis auf einen schmalen Gang, den sogenannten Kloakengang REICHEL's, aufgetheilt. Es gelingt leicht jedem Schnitte dieser Serie die Stelle zu geben, welche er im KEIBEL'schen Modelle einnehmen würde und ergiebt sich aus dieser Betrachtung die völlige Uebereinstimmung des H. s. J_2 mit dem im Modelle dargestellten Embryo H. s. Berl. sogar bis zu den Einzelheiten in der Form der einzelnen Theile. Dass die Schnittbilder der Serien nicht mit einander kongruent sind, ergiebt ohne weiteres die verschiedene Schnittrichtung. Auch die Anlage des Nierenbeckens in der Niere, die Mündung der Ureter lateral in den WOLFF'schen Gang,

der kurze Allantoisschenkel, entsprechen vollkommen den Befunden Keibel's bei H. s. Bul.

Die Wolff'schen Körper sind ziemlich umfängliche, wohlausgebildete Organe mit zahlreichen Glomerulis und Querkanälchen, die deutlich engere und weitere Abschnitte mit den bekannten Epithelunterschieden erkennen lassen, doch wurde der von Mihalcovics den Tubulis secretoriis zugeschriebene geronnene Inhalt vermisst, und wo etwa ein solcher sich fand, da ergab die Vergleichung mit vorangehenden und folgenden Schnitten, dass hier das Protoplasma der Zellen der gegenüberliegenden Wand angeschnitten war und die netzförmigen Gebilde höchst wahrscheinlich Zellgrenzen darstellen. Genau quer oder längs getroffene „Tubuli secretorii" zeigten keine derartige Ausfüllung der Lumina. An Querschnitten durch die Malpighi'schen Körperchen fällt die relative Höhe des Epithels auf, welches die Gefässschlingen überzieht und in beträchtlichem Grade sich von dem niedrigen Plattenepithel unterscheidet, das die äussere Bowman'sche Membran bildet. Dies Verhalten entspricht ganz dem der von Nagel geschilderten Malpighi'schen Körperchen in der definitiven Niere junger Embryonen, doch konnte ich bei diesem Autor keinen Hinweis auf die analogen Verhältnisse in den Glomerulis der Urniere finden. Mihalcovics spricht von niedrigem Plattenepithel auf den Gefässschlingen menschlicher, 15—18 mm langer Embryonen. Bei dem Embryo H. s. for der Keibel'schen Sammlung, 6,5 mm gr. L. fand ich die Epithelien auf den Glomeruli noch bedeutend höher als beim H. s. J_2.

Mus Musculus.

Maus I Tab. 3. In Folge der ausserordentlich starken Einrollung des Schwanzes ist die Schnittrichtung im untersten Abschnitte des Körpers ungünstig. Der Darm erweitert sich an seinem kaudalen Ende zu einer relativ geräumigen Kloake, die nach rechts und links eine Ausbuchtung zeigt. Ventral ist sie durch die noch flächenförmige Kloakenmembran abgeschlossen. In den Schwanz hinein zieht von der Kloake aus der lange dünne Schwanzdarm. Die Wolff'schen Gänge haben noch nicht ganz die Kloake erreicht; man sieht ganz kurz vor ihrem blinden Ende die Anlage der Nierenknospe als eine unbedeutende dorsomediale Ausstülpung in das zellreiche Nierenmesenchym hineinragen (cf. Fig. 16).

Die Wolff'schen Körper sind in der Längsrichtung getroffen und über 14 Schnitte (à 15 μ) zu verfolgen. Sie enthalten Querkanälchen, die in den Wolff'schen Gang münden und durch ihr sehr enges Lumen, Cylinderepithel und intensiv gefärbten Kerne sich vom Epithel des Wolff'schen Ganges unterscheiden. In maximo wurden 8 Quer-

kanälchen auf einem Schnitt gezählt. Fertige Glomeruli oder Anlagen solcher sind nicht vorhanden.

Maus II Tab. 4 bietet ein etwas weiter entwickeltes Stadium. Die Wolff'schen Gänge münden in die seitlichen Ausbuchtungen der geräumigen Kloake. Die Kloakenmembran schliesst ventral die Kloake ab. Sie ist in ihrem kaudalen Abschnitte dünn, flächenförmig, weiter kranial legt sie sich zu der aus 2 Lamellen bestehenden und jetzt eher als Kloakenplatte zu bezeichnenden Bildung zusammen.[1]) Der Schwanzdarm erstreckt sich weit in den Schwanz hinein.

Die Wolff'schen Körper sind in der Längsrichtung getroffen und über 14 Schnitte mit Kanälchen erfüllt. In maximo wurden auf einem Schnitte 10 Querkanälchen gezählt. Letztere bieten ganz ähnliche histologische Befunde wie beim Embryo I, doch sind hier Unterschiede zwischen bedeutend intensiver gefärbten, hohen Cylinderepithelien der vom Wolff'schen Gange entfernteren Theile und blasseren, flacheren Epithelien der unmittelbar aus dem Wolff'schen Gang abzweigenden Theile der Querkanäle vorhanden. Man könnte hier also vielleicht mit Mihalcovics von Tubuli secretorii und collectivi reden, doch ist hervorzuheben, dass den „Tubuli secretorii" hier gerade die Charaktere abgehen, die einem solchen nach Mihalcovics zukommen sollen (cf. oben p. 620). Von Glomerulusanlagen konnte an den blinden Enden der Urnierenkanälchen nichts wahrgenommen werden.

Die Nierenknospe entspringt dem mediodorsalen kaudalen Wandtheil des Wolff'schen Ganges, zeigt im Nierenmesenchym eine keulenförmige Anschwellung und ist im Ganzen etwas länger als bei Maus I.

Maus III Tab. 5. Der Sinus urogenitalis ist durch tieferes Herabtreten des Septum Douglasii dorsal eine Strecke weit selbständig geworden, doch ist noch eine deutliche entodermale Kloake vorhanden mit Abschluss gegen aussen durch die kaudal membranöse, weiter nach oben mehr lamellöse und tiefere Kloakenmembran. An der tiefsten medialen Stelle des Septum Douglasii zeigt die Kloake T-Form mit nach ventral gelegenem horizontalen T-Schenkel, weiter kaudal nimmt sie Dreieckform an. Der Schwanzdarm besitzt noch ziemliche Länge, ist aber sehr dünn. Die Wolff'schen Gänge sind kurz vor ihrer Mündung in den als Harnblasenanlage anzusprechenden Theil des Sinus urogenitalis zu den Allantoisschenkeln erweitert. In diese münden von dorsal her die Ureterenanlagen hinein.

In den Wolff'schen Körpern sind die Querkanälchen anscheinend länger geworden, haben sich zu der hier deutlich konstatirbaren S-Form eingerollt, zeigen aber auch hier keine Andeutung von Glomerulusanlagen an ihren blinden Endtheilen (Fig. 9, 12 u. 13). Die Zahl der Querkanälchen ist eine geringe, die einzelnen sind durch eine ziem-

[1]) cf. hierzu die Erörterungen über die Cloakenmembran bei Keibel 96 p. 128f.

lich beträchtliche Masse embryonalen Gewebes von einander getrennt. Die Gefässentwicklung in der Urniere und rings herum ist reichlich. Im Ganzen wurden auf 20 Schnitten (à 15 μ) in der schräg getroffenen Urniere Kanälchen oder deren Querschnitte gesehen.

Die Nierenanlage hat an Länge der Ureteranlage und Umfang des Blastems zugenommen. Im proximalen kolbig angeschwollenen Ende der Nierenknospe war von Ausbuchtungen nichts zu sehen.

Maus IV Tab. 6.[1]) Das Septum zwischen Darm und Sinus urogenitalis ist soweit herabgetreten, dass nur ein Kloakengang beide Kanäle mit einander verbindet. Der Schwanzdarm ist ziemlich kurz. Ventral schliesst die Kloakenmembran den Sinus urogenitalis, Kloakengang und damit auch den Darm vollständig gegen aussen ab (cf. Fig. 3). Der Geschlechtshöcker, der schon bei Maus III deutlich vorhanden war, hat an Grösse zugenommen und ist bis über die Hälfte seines Längsschnittes von der zur Genitallamelle zusammengeschobenen Kloakenmembran durchsetzt.[2])

Auch hier zeigt sich noch keine Tendenz zum Auseinanderweichen der Lamellen: eine Genitalrinne ist noch nicht sichtbar.

Die Allantois ist wenig oberhalb der Harnblasenanlage obliterirt. Einen ganz sicheren Beweis für diese Angabe liefert uns, ausser der vergleichenden Betrachtung von Längs- und Querschnittsserien, die Untersuchung von Serien schwangerer Mäuseuteri der hierher gehörigen Stadien. Die Tabelle 4a zeigt uns die Stellung eines der in utero geschnittenen Mäuseembryonen an, dessen Länge wir auf 6,5—7 mm schätzen. In Serien dieser Art kann der ganze Nabelstrang von seiner Insertion an der mütterlichen, resp. kindlichen Placenta ab bis in den Leib der Frucht verfolgt werden, und darin die Allantois. Es fand sich, dass im Nabelstrang nirgend ein Lumen oder deutlicher solider Strang vorhanden war, aus dem man auf die Persistenz eines Theiles der Allantois hätte schliessen können.

Der Wolff'sche Gang nimmt an seinem untersten Ende von lateral den Ureter auf und mündet in den seitlichen Zipfel der Harnblasenanlage. Es ist schwer zu entscheiden, ob man hier noch von einem Allantoisschenkel sprechen darf, oder ob das unterste Ende des Wolff'schen Ganges von der Stelle der Einmündung des Ureters ab schon dem sich rasch erweiternden seitlichen Zipfel der Harnblasenanlage zuzuzählen ist.

Die Wolff'schen Körper zeigen keine Grössenzunahme, auch die innere Differenzirung ist nicht fortgeschritten, vor allem sind keine

---

[1]) Eine Anzahl Schnittserien von 6—7,5 mm langen Embryonen bot so grosse Aehnlichkeiten im Allgemeinen und im Besondern, dass aus dieser Reihe nur ein Embryo beschrieben werden soll.

[2]) Die Längsschnittserie eines 7 mm langen Mäuseembryo bestätigt durchaus diesen Befund. cf. auch die Figurenerklärung zu Fig. 3.

Glomerulusanlagen aufgetreten, wovon ich mich durch eingehende Prüfung aller Serien der hierher gehörigen Stadien überzeugen konnte Die Keimdrüsen dagegen am medialen Rande der Urnierenleiste haben. bedeutend an Umfang zugenommen und sind ansehnlichere Organe als die Urniere, wie das namentlich Längsschnitte deutlich zeigen.

In der Nierenanlage hat sich der Ureter zweimal dichotomisch getheilt. Auf den blinden Enden der Zweige sitzen kappenförmig Anhäufungen von Nierenmesenchym, erste Andeutungen zu den Anlagen der Tubuli contorti.

Maus V Tab. 7. Der Sinus urogenitalis ist in diesem Stadium fast vollständig vom Darm getrennt; der Klokengang ist äusserst eng und kurz. Es besteht noch immer völliger Abschluss von Darm und Sinus urogenitalis nach aussen. Die Kloakenplatte hat noch nicht begonnen auseinanderzuweichen. Ein ganz unbedeutender Rest Schwanzdarm ist noch vorhanden. Die Wolff'schen Gänge münden mit den lateral gelegenen Ureteren auf gleicher Höhe in den Sinus urogenitalis, ihr Epithel gleicht völlig dem der seitlichen zipfelförmigen Ausbuchtungen der Harnblasenanlage, ist kubisches niederes Epithel, während in den unteren Partien des Sinus urogenitalis die Epithelauskleidung mit den Zellen der Kloakenmembran auffällig übereinstimmt.

Die Wolff'schen Körper machen einen sehr rudimentären Eindruck, namentlich den stark gewachsenen Keimdrüsen gegenüber. Die Querkanälchen sind spärlich, auf R. 20, L. 22 Schnitten (à 15 μ) überhaupt sichtbar[1]), durch interstitielles Gewebe weit von einander getrennt. Glomeruli sind nicht sichtbar.

Die Nierenanlage hat bedeutend an Volumen und innerer Differenzirung zugenommen. Der Ureter hat dichotomische Theilungen dritter Ordnung erfahren, auf den blinden, etwas erweiterten Enden liegen die Anlagen der Tubuli contorti, noch ausser Verbindung mit den Sammelröhrchen.

Maus VI Tab. 8, das älteste untersuchte Stadium. Der Sinus urogenitalis hat sich in seinem untersten, der Schwanzwurzel nächsten Theil durch Auseinanderweichen der Kloakenmembran geöffnet. Die beiden Lamellen, welche bei Maus V noch dicht aneinanderlagen, sind einfach auseinandergewichen, ganz in der Weise, wie es Reichel vom Schwein schildert. Vom Kloakengang ist nichts mehr zu sehen. Der primitive kurze Damm ist gebildet und hinter ihm öffnet sich der Mastdarm frei nach aussen, vom Schwanze überdacht.

Der Wolff'sche Gang mündet jetzt deutlich getrennt vom lateral gelegenen Ureter in die Harnblasenanlage. Die Müller'schen Gänge erreichen den Sinus urogenitalis.

Die Urnieren sind sehr rudimentär, treten gegen die deutlich zu

---

[1]) Auf 5 Schnitten in der Continuität der Urniere fehlen Querkanälchen gänzlich.

Ovarien differenzirten Keimdrüsen ganz zurück. Sie führen auf 14 resp. 17 Schnitten Urnierenkanälchen, aber keine Glomeruli.

Die definitive Niere ist sehr umfänglich. Sie entspricht ganz der Schilderung, welche Ove Hamburger von seinen jüngsten Mäuseembryonen von 10 mm Länge gab. Wir lesen bei ihm (90, p. 21): „Der Ureter, welcher mitten am medialen Rande der kaum 1 mm langen Drüse eintritt, theilt sich ungefähr im Centrum der Niere dichotomisch in einen auf- und absteigenden Ast, die beide sich wieder theilen und nach 1, höchstens 2 dichotomischen Theilungen enden die Ureterzweige blind oder etwas erweitert (als die sogenannten Ampullen) dicht unter der Nierenoberfläche. An jeder Ampulle sind 2 Körperchen angeknüpft; die kleinsten derselben bestehen aus einer rundlichen Zellengruppe, die — jedenfalls scheinbar — nur in Kontiguität mit der Ampulle liegt, die weiter entwickelten dagegen, welche hakenförmig umgebogen erscheinen, stehen in der Regel in kontinuirlicher Verbindung mit der Ampulle. Während die Zwischenräume zwischen den Ureterzweigen von einem aus gewöhnlichen Mesenchymzellen bestehenden Gewebe ausgefüllt sind, werden die Ampullen von einer epithelähnlichen Zellschicht bekleidet.“ Besonders hervorgehoben sei, wie auch aus dieser Beschreibung ersichtlich ist, dass in diesem Stadium von Malpighi'schen Körperchen nur die ersten Anlagen konstatirt werden konnten.

Bei 11 mm langen Embryonen beschreibt Hamburger die Anlagen Malpighi'scher Körperchen in der Niere: „Die ältesten Bowman'schen Kapseln, welche noch schalenförmig sind, liegen ungefähr am Centrum der Niere, da wo der Ureter seine erste Theilung macht.“ 11—12 mm lange Embryonen endlich enthielten in ihren Nieren ca. 130 Anlagen zu den „geschlängelten Rohren“, davon haben „die ältesten eben begonnen, die Henle'schen Schleifen in centraler Richtung auszuschicken, während gleichzeitig ihre Bowman'schen Kapseln die Kugelform angenommen haben.“ Ob Hamburger diese Niere für funktionsfähig hält, spricht er nicht aus, der histologische Befund scheint die Möglichkeit nicht ganz auszuschliessen. Erwägt man aber die mächtige formative Thätigkeit, in welcher das gesammte Nierenparenchym in diesem Entwicklungsstadium sich noch befindet, so erscheint eine irgend wie beträchtliche specifische funktionelle Leistung seitens der in lebhafter Zelltheilung begriffenen, zum Theil sich erst aus dem Mesenchym herausdifferenzirenden Epithelien nicht sehr wahrscheinlich.

Leider finden wir bei Hamburger keine Angaben über das Verhalten der Wolff'schen Körper, auch in der Arbeit von Kollmann [1]) vermissen wir Bemerkungen über die Urniere, deren Ausführungsgang der Autor untersucht hat.

---

[1]) Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Basel 1882.

Resumiren wir kurz die bemerkenswertesten Befunde bei der Maus, so konnten wir konstatiren:

1) Die auffällig geringe, von den bekannten Verhältnissen anderer Säuger vollständig abweichende Entwicklung der Urniere. Es fehlten in den untersuchten Stadien die Glomeruli vollkommen.

2) Das sehr späte Auftreten von Glomeruli überhaupt.

3) Den frühzeitigen Verschluss des Allantoisganges.

4) Die Eröffnung des Sinus urogenitalis vor dem ersten Auftreten von Glomerulis in den harnbereitenden Organen, in einem Entwicklungsstadium, wo er sich auch bei anderen Säugern zu öffnen pflegt.[1])

5) Die völlige Uebereinstimmung der Nierenbildung der Maus mit den an anderen Säugethieren gemachten Erfahrungen.

Aus diesen Ergebnissen ziehen wir zunächst den einen wichtigen Schluss: Die Maus bedarf bis zu einer weit vorgeschrittenen Stufe ihrer Entwicklung überhaupt keiner Harnsekretion, hat sie doch bis zu 11 mm Länge überhaupt kein harnsekretionsfähiges Organ! Und doch muss der Stoffwechsel im jungen Mäuseembryo ein ausserordentlich reger sein, wie die rapide Entwicklung aller Organe in kurzer Frist lehrt. Auf weitere Konsequenzen einzugehen, wird weiter unten Gelegenheit sein.

Meerschweinchen.

Meerschweinchen, 18 Tage nach dem letzten Wurf dem Muttertiere entnommen. Die Kloake ist ein geräumiger, ventral durch die Kloakenmembran verschlossener Hohlraum, der in den Schwanz einen wohlentwickelten Schwanzdarm entsendet, dorsal in der Mittellinie den Darm aufnimmt und von beiden Seiten her von den kaudalen Enden der Wolff'schen Gänge berührt wird. Nach ventral und oben geht die Kloake in den Allantoisgang über, einen, soweit die Querschnittsserie verfolgbar ist, überall durchgängigen Kanal.

In den wenig umfänglichen schmalen bandförmigen Wolff'schen Körpern sind gewundene Urnierenkanälchen, durch ziemlich konstante Zwischenräume von einander getrennt, vorhanden. Die dem Wolff'schen Gange näheren Theile der Querkanälchen haben um ein geringes niedrigeres Epithel als die etwas weiteren, stärker gewundenen Abschnitte, welche an ihrem Ende junge Anlagen von Glomerulis mit sichelförmigem Lumen tragen. Der Wandtheil, in dem die Bildung des Gefässknäuels stattfindet, trägt das unveränderte Epithel des Querkanälchens, während die spätere Bowman'sche Kapsel schon jetzt sehr abgeflachtes plattenförmiges Epithel darbietet. In den Glomerulus-

[1]) cf. d. Tabellen Maus, Maulwurf, Schwein. Nicht übereinstimmend beim Meerschweinchen. Bei Maulwurf und Schwein sind nur Tabellen kurz vor vollständiger Eröffnung des Sinus urogenitalis angegeben.

anlagen finden sich bereits hier und da Blutkörperchen und feine Gefässchen.

Die Nierenknospe ist auf einem sehr frühen Stadium getroffen. Sie stellt eine mediodorsale, über 4 Schnitte (à 20 μ) auf dem Querschnitt zu verfolgende Ausstülpung des unteren Abschnittes des Wolff'schen Ganges dar, und zwar dort, wo der letztere den nach vorn und einwärts offenen Winkel macht, um an die Kloakenwand zu gelangen. Das Nierenblastem umgiebt die Nierenknospe allseitig ziemlich gleichmässig.

Meerschweinchen 20 Tage nach dem letzten Wurfe. Die Längsschnittserie zeigt aufs deutlichste die noch geräumige, ventral abgeschlossene Kloake und deren bekannte, hier nicht näher auszuführende Einzelheiten. Der Wolff'sche Gang erreicht, mit dem von dorsal und etwas medial abgezweigten Ureter zum weiteren Allantoisschenkel vereinigt, die Kloake, doch ist einschränkend zu bemerken, dass aus den Längsschnitten sehr klar hervorgeht, wie der Wolff'sche Gang mit seinem Epithel sich zwar sehr eng der Kloakenwand anlegt, aber ohne sein Lumen in freie Kommunikation mit dem Kloakenraum zu setzen (Fig. 15). Die Kloakenwand erscheint an den Stellen vorgebuchtet. Auffallend ist die Lage des Ureters am Scheitel des Winkels, dessen Schenkel der proximale Theil des Wolff'schen Ganges und sein Allantoisschenkel bilden. Der Allantoisschenkel liegt genau in der Verlängerung der Ureteranlage ventralwärts, er zeigt das höhere Epithel der Ureteranlage und ist in einem fast rechten Winkel scharf von der ursprünglichen Richtung des Wolff'schen Ganges abgesetzt. Die Nierenanlage besteht aus dem kugelförmig angeschwollenen blinden Ende der Ureteranlage, um welche herum das noch undifferenzirte aber ziemlich scharf von der Umgebung abgesetzte Blastem gelagert ist.

Die Wolff'schen Körper liegen als ziemlich schmale längliche Leisten nahe der Wirbelsäule den Venae cardinales an und enthalten in ziemlich regelmässigen Abständen Querkanälchen, welche vom Wolff'schen Gang ausgehend, nach unerheblicher Schlängelung in den noch schalenförmigen Glomerulusanlagen medial enden.

Meerschweinchen von 23—24 Tagen. Die Auftheilung der Kloake hat bedeutende Fortschritte gemacht. Der Sinus urogenitalis hat sich eine Strecke weit gebildet. In die Harnblasenanlage ragen lateral zwei Papillen hinein, welche aus zwei Epithellagen bestehen und das untere Ende der Wolff'schen Gänge bezeichnen. Auch hier münden nämlich die Urnierengänge mit ihren Allantoisschenkeln nicht frei aus, sondern ihr blindes, vom Epithel des Kanales gebildetes Ende ragt gegen das Harnblasenepithel vor und buchtet es nach innen ein.

In den Wolff'schen Körpern sind deutliche runde, kleine Malpighi'sche Körperchen, darin Gefässschlingen, enthalten. Die Epithelbekleidung der Glomerulusgefässschlingen besteht aus ziemlich hohen,

intensiv gefärbten, dicht neben einander stehenden Zellen, während die eigentliche Bowman'sche Kapsel das bekannte niedrige Plattenepithel trägt. An den Querkanälchen konnten die von Mihalcovics unterschiedenen Abschnitte nicht deutlich wahrgenommen werden. An den zahlreichen Zwischenstadien der Entwicklung vom 20.—23. Tage, die mir durch die Güte des Herrn Prof. Zumstein zur Verfügung standen, kann mit Sicherheit gesehen werden, dass am 21.—22. Tage der Entwicklung die Glomeruli der Urniere noch keineswegs als fertig gebildet bezeichnet werden können (Fig. 7 u. 11). Die Eintrittsstelle der Gefässe ist noch mehr oder weniger breit und liegt nicht der Ausmündung des Tubulus gegenüber. Der Gefässknäuel ist noch von dem ganz oder fast unverändert hohen Epithel der Urnierenkanälchen überzogen und noch nicht kugelig abgerundet.

Die Nierenanlage mündet etwas dorsolateral in den Wolff'schen Gang. Sie ist vergrössert; eine längliche Höhle, nach oben und unten vom Uretereintritt ins Nierenblastem aus sich ausdehnend, ist die Anlage des Nierenbeckens. Im Mesenchym beginnt eine epithelartige Anordnung der Zellen um das Nierenbecken herum.

Meerschweinchen, 24 Tage alt. Das Septum Douglasii hat die Kloake bis auf einen ziemlich engen Kloakengang getheilt, der aber ebenso wie der Sinus urogenitalis durch die Kloakenplatte ventral völlig gegen aussen abgeschlossen ist. Die Allantoisschenkel enden unter den beim vorigen Embryo beschriebenen seitlichen Papillen ziemlich hoch oben im Harnblasentheil des Canalis urogenitalis. Die Ureteren münden lateral in die Wolff'schen Gänge; die Allantoisschenkel sind bedeutend kürzer geworden, aber noch immer sind die Mündungen durch eine Epithelmembran verschlossen.

Im Wolff'schen Körper finden wir eine Anzahl wohlgebildeter aber kleiner Glomeruli (cf. Fig. 8), an denen wiederum der Epithelbelag auf den Gefässschlingen durch seine Höhe und deutliche Ausprägung auffällt. An den Querkanälchen konnten keine Veränderungen gegen das Verhalten bei dem nächst jüngeren Embryo bemerkt werden; vielleicht sind sie um ein Weniges stärker gewunden.

Die Nierenanlage ist beträchtlich weiter differenzirt als beim 23 Tage alten Embryo durch dichotomische Theilungen des Ureters erster bis dritter Ordnung und durch das erste Auftreten schärfer abgrenzbarer Anlagen von Tubulis contortis.

Meerschweinchen, 25 Tage alt. Die Auftheilung der Kloake ist vollendet. Der Sinus urogenitalis, ebenso der Mastdarm ist durch die Kloakenmembran noch völlig gegen aussen abgeschlossen, wie das die Querschnitt- und Längsschnittserien ganz sicher beweisen. Die Ureteren erreichen die Harnblasenanlage seitlich und deutlich oberhalb der Wolff'schen Gänge, sind aber wie jene durch das Epithel

der Harnblasenwand, welches sie papillenförmig hervorwölben, verschlossen.

Der Wolff'sche Körper steht in genauen Querschnittserien um ein beträchtliches an Längenausdehnung hinter der Niere zurück.

An den kranialwärts gelegenen Theilen der Urniere sind deutliche Zeichen regressiver Veränderung wahrzunehmen. Das Zwischengewebe, welches auch in den mittleren Partien reichlich ist, scheint hier noch vermehrt. Die vielfach sehr engen — auch in den dem Glomerulus nächst liegenden Abschnitten — Urnierenkanälchen sind schwer von dem gleich stark gefärbten interstitiellen Gewebe zu unterscheiden. Verschieden weite Theile eines Querkanälchens sind nicht abgrenzbar. Die ziemlich kleinen Glomeruli tragen auch hier noch hohe Epithelien.

In den mittleren Partien sind die Urnierenkanälchen etwas schärfer vom Stützgewebe abgrenzbar, aber auch hier keine Tubuli secretorii von Tubuli collectivi deutlich zu unterscheiden.

Die Malpighi'schen Körperchen enthalten einen in wenig Schlingen aufgewundenen Gefässknäuel, dessen Endothel hie und da deutlich erkennbar ist, meist aber von dem überziehenden hohen Epithel verdeckt wird. Neue Anlagen von Malpighi'schen Körperchen im distalen Urnierentheil wurden nicht beobachtet.

In der definitiven Niere finden sich zahlreiche Sammelröhrchen und deutliche Anlagen der Tubuli contorti; die letzteren entsprechen ganz den von der Maus bekannten Anlagen.

Meerschweinchen, 26 Tage alt. Auch hier ist der Sinus urogenitalis sowie der After völlig verschlossen, dieser durch die zarte Aftermembran, jener durch die Kloakenplatte, den vorderen Resttheil der primitiven Kloakenmembran. Die Ureteren und Wolff'schen Gänge haben ihre Lage zur Harnblasenanlage nicht verändert (cf. Fig. 2).

In den Wolff'schen Körpern sind die regressiven Veränderungen sehr deutlich. Das ganze Organ ist verkleinert, die Urnierenkanälchen liegen in dem vermehrten, zellreichen Stroma, sehr wenig durch ihre Epithelien sich abhebend, sind in ihrem ganzen Verlaufe gleichmässig schwach wie das Stroma gefärbt und von überall ziemlich gleichem Lumen. Die Glomeruli sind wenig zahlreich, zeigen auf den Gefässschlingen noch das hohe Epithel wie früher, sind hier und da geschrumpft und lassen dann einen weiten Zwischenraum zwischen äusserem und eingestülptem Theil der Bowman'schen Kapsel erkennen.

Die Entwicklung der Niere fand ich in zwei Längsschnittserien und einer Querschnittserie etwa auf derselben Höhe wie beim 25 Tage alten Embryo.

Meerschweinchen, 29 Tage alt. Der Sinus urogenitalis ist geöffnet, der Mastdarm noch durch eine dünne Membran verschlossen. Die Ureteren sind an der Harnblasenwand beträchtlich hinaufgerückt; soweit

dies aus der vorliegenden Querschnittserie zu ersehen ist, ist auch jetzt noch sowohl Ureter wie Wolff'scher Gang membranös verschlossen.

Die Urniere ist stark reducirt und entspricht ganz der Schilderung Mihalcovics' vom vorgerückten Stadium der sich involvirenden Urniere.

In der Niere sind reichliche Glomerulusanlagen, jedoch noch keine ausgebildeten kugeligen Malpighi'schen Körperchen.

Bei einem 30 Tage alten Embryo, dem ältesten untersuchten Meerschweinchen, konnte eine freie aber sehr enge Mündung der Wolff-schen Gänge auf den mehrerwähnten Papillen nachgewiesen werden, im Uebrigen war die Ausbildung der Organe die gleiche.

Fassen wir die Ergebnisse der mitgetheilten Beobachtungen am Meerschweinchen kurz zusammen, so konnten wir feststellen:

1) Die späte Entwicklung der Wolff'schen Körper, die erst mit dem 23. Tage ca. fertig ausgebildete Malpighi'sche Köperchen besitzen.

2) Die baldige Rückbildung der ausgebildeten Urniere schon am 25. Tage des intrauterinen Lebens, mithin die sehr kurze Dauer einer etwaigen specifischen Funktion, welche ausser durch diese Thatsache unwahrscheinlich wird durch (3.—5.):

3) die Beschaffenheit der Glomeruli. Diese besitzen, wie wir gesehen haben, ständig auf ihren gering entwickelten Gefässschlingen ein ziemlich hohes Epithel, welches ohne Zweifel eine Sekretion durch die Glomeruli beeinträchtigen muss;

4) den distalen membranösen Verschluss der Wolff'schen Gänge, welcher unmöglich als eine zufällige Abnormität bezeichnet werden kann, da er sich in übereinstimmender Art bei allen untersuchten Embryonen einer grossen Anzahl von Serien der verschiedenen Stadien fand;

5) die Involution der Urniere beträchtlich vor der Ausbildung der Dauerniere. Letztere zeigt noch bei 30 Tage alten Embryonen keine ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen. Aus diesem Befunde dürfte für das Meerschweinchen der Schluss berechtigt sein, dass hier von einer ablösenden Funktionsübernahme des Metanephros vom Mesonephros keine Rede sein kann.

6) Die späte Entfaltung des Sinus urogenitalis nach aussen ist hervorzuheben. Besonders der Umstand, dass auch noch bei 26 Tage alten Meerschweinchen der Sinus urogenitalis geschlossen gefunden wurde, ist wichtig. Nagel behauptet nämlich (92a), dass wir berechtigt seien, die Befunde an 15 mm langen Meerschweinchenembryonen (26 Tage alt) auf menschliche Embryonen von 8—10 mm Länge zu übertragen. Nehmen wir diese, uns recht gewagt erscheinende Behauptung für den Augenblick an, so finden wir beim Schluss vom Meerschweinchen auf den Menschen ein neues Gegenargument gegen Nagel's Postulat der offenen Kloake bei 8—10 mm langen menschlichen Embryonen.

Maulwurf.

Maulwurf I, Tab. 13. Dieses jüngste von mir untersuchte Stadium bietet schon weit vorgeschrittene Entwicklungsverhältnisse gegenüber den jüngsten Mäusen und Meerschweinchen. Wir konnten daher leider die Frage nach der ersten Nierenanlage beim Maulwurf nicht beantworten.

Das allgemeine Entwicklungsstadium entspricht ungefähr einem ebenso langen Mäuseembryo, doch zeigen die Urogenitalorgane einzelne wesentliche Unterschiede. Die Kloake finden wir bis auf einen engen Kloakengang durch das Septum Douglasii aufgetheilt. Nach aussen bildet die Kloakenplatte einen vollkommenen Abschluss.

Die Wolff'schen Gänge münden fast gleichzeitig mit den von dorsal und lateral abzweigenden Ureteren in die Harnblasenanlage.

Die Allantois verdünnt sich oberhalb der Harnblasenanlage sehr beträchtlich und behält die Enge ihres Lumens durch die grösste Enge ihres intraembryonalen Verlaufes bei. Ihr Lumen beträgt hier noch nicht die Hälfte des Durchmessers einer Umbilicalarterie und ist auch enger als der Darmquerschnitt. [1])

Die Wolff'schen Körper bieten durchaus andere Entwicklungsverhältnisse dar, als wir sie bei Maus und Meerschweinchen kennen gelernt haben. Die Urnieren sind umfängliche, ziemlich hoch hinauf reichende Organe, in denen eine beträchtliche Zahl umfänglicher Glomeruli, und stark gewundene, dicht neben einander liegende Querkanälchen entwickelt sind. An den Urnierenkanälchen sind sehr deutlich zwei verschieden gestaltete Abschnitte zu erkennen. Der eine, dem Glomerulus näher liegende Theil zeigt ausserordentlich hohe Cylinderepithelien mit wandständigen, schwach gefärbten Kernen. Die einzelnen Zellgrenzen sind an mit Pikrinsäure stark differenzirten Hämatoxylinfärbungen scharf zu sehen und zeigen, wie nahe die innersten Zellkonturen dem Centrum der Kanälchen stehen, dass also das freie Lumen dieser Abschnitte sehr eng ist, obwohl der Querschnitt im Ganzen sehr viel grösser ist, als der der sogenannten Tubuli collectivi. Sind die Kanälchen schräg durch die Schnittrichtung getroffen, so fällt das enge Lumen oft gar nicht in die Schnittfläche. Von einem geronnenen Sekret in den Kanälchen habe ich nichts gesehen, halte vielmehr die theils körnigen, theils netzförmigen Massen für Protoplasma oder die Grenzen der einzelnen Epithelzellen. Die Stützsubstanz zwischen den Kanälchen ist spärlich und sehr stark vaskularisirt. Die

[1]) Diese Bemerkung scheint mir aus dem Grunde nicht überflüssig, weil sich aus der angegebenen Thatsache bei der Annahme einer irgend wie beträchtlichen Sekretion der Urniere, die unannehmbare Folgerung ergeben müsste, dass dann das Sekret den Darm aufwärts als Ableitungsweg benutzen würde.

Glomeruli sind durch einen stark gewundenen Gefässknäuel, auf dem ein stark gefärbtes, ziemlich hohes Epithel sitzt, ausgezeichnet. Die Gefässschlingen sind stark mit Blut injicirt.

In der Nierenanlage sind ausser zahlreichen Sammelröhrchen Anlagen der Tubuli contorti vorhanden.

An dem nur wenig älteren Stadium: Maulwurf Ia, einer Längsschnittserie, treten besonders der Kloakengang, der Verschluss desselben und des Sinus urogenitalis durch die Kloakenplatte sowie der kurze Allantoisschenkel des Wolff'schen Ganges und Ureters, mit aller Klarheit hervor. Im Schnitte durch die grösste Länge der Wolff'schen Körper wurden 15 Malpighi'sche Körperchen gezählt; am grössten erscheinen die Glomeruli des mittleren Theiles (cf. Fig. 6).

Maulwurf II, Tab. 14. Zwischen Darm und Sinus urogenitalis besteht keine Kommunikation. Beide Kanäle sind gegen aussen verschlossen.

Am Wolff'schen Körper sind keine Veränderungen gegen das vorige Stadium wahrzunehmen. In der definitiven Niere ist die Anzahl der Anlagen der Tubuli contorti und Glomeruli vermehrt, doch finden sich keine ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen.

Maulwurf III, Tab. 15. Der Sinus urogenitalis verhält sich wie bei Maulwurf II. Der After ist durch die dünne Aftermembran verschlossen.

An den Wolff'schen Körpern bemerkt man deutliche Anzeichen beginnender Involution.

Die Längenausdehnung hat abgenommen, was vielleicht mit der starken Entwicklung der Keimdrüsen in Beziehung zu bringen ist. Jedenfalls machen die an den Ovarienanlagen gelegenen Theile der Urniere einen verkümmerten Eindruck den distalen, unteren Partien gegenüber.

Der Blutgefässreichthum der Urniere ist vermindert, das interstitielle Gewebe vermehrt, in den Querkanälchen sind die hohen Cylinderepithelien zum Theil sehr viel niedriger und undeutlicher geworden, lassen ein weiteres Lumen offen, andere Querkanälchen dagegen zeigen noch vollkommen das oben gegebene Verhalten.

In der Niere sind noch keine ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen vorhanden.

Maulwurf IV, Tab. 16. Hier finden wir den After eröffnet, den Sinus urogenitalis aber noch immer durch die Kloakenplatte verschlossen (cf. Fig. 1). Die Ureteren münden lateral und ein wenig oberhalb der Wolff'schen Gänge in die Harnblase. Die Längsschnittserie IVa zeigt alle hier in Frage kommenden Verhältnisse mit vollster Deutlichkeit. An dieser ist auch die eingetretene starke Reduktion des Wolff'schen Körpers durch einen Vergleich mit Stadium Ia sicher nachzuweisen. Die grosse Keimdrüse und die Dauerniere nehmen jetzt

die Stelle ein, wo beim Embryo Ia noch zahlreiche wohlentwickelte Glomeruli und Querkanälchen der Urniere lagen. In dem proximalen Urnierentheile sind die Glomeruli zum Theil verödet, die Querkanälchen haben ihren früheren Umfang und das hohe Cylinderepithel verloren, im ganzen Bereich der Urniere ist das interstitielle Gewebe bedeutend vermehrt. An den Glomeruli des unteren Urnierentheiles und an den dazu gehörenden Kanälen konnten keine deutlichen Zeichen der Rückbildung wahrgenommen werden.

Die Niere übertrifft an Grösse die Urniere. Sie enthält kugelige Malpighi'sche Körperchen mit injicirten Glomerulis, auf denen die bekannten hohen Epithelien zu erkennen sind, namentlich in den centralen Theilen der Niere. Sie ist von ihrer Lage am kaudalen Ende des Wolff'schen Körpers, wo wir sie im Stadium Ia finden, hinaufgerückt bis an das proximale Ende desselben.

Aeltere Embryonen von dem Maulwurf standen mir leider nicht zur Verfügung. Aus den untersuchten Embryonen geht hervor, dass:

1) die Urniere des Maulwurfs beträchtlich höher entwickelt ist als die des Meerschweinchens und der Maus;

2) der Beginn der Involution der Urniere einsetzt, bevor die Dauerniere Malpighi'sche Körperchen enthält. In dem Stadium, wo wir die ersten runden, aber noch kleinen Glomeruli in der Niere sahen, hat die Urniere schon eine bedeutende Rückbildung erfahren;

3) der Verschluss des Sinus urogenitalis gegen aussen in einem späteren Stadium der allgemeinen Entwicklung als bei der Maus aufgehoben wird.

Schwein.

Schweineembryonen. Der uropoetische Apparat dieser Embryonen ist von Keibel (95a, 97), Reichel (93a, b), Mihalcovics (85, cf. p. 14), Janosik (85), Nagel (89) untersucht, auch Kallay (85) hat über die Nierenknospe eines Schweineembryos gearbeitet; wir werden daher erst die speciellen Ergebnisse der genannten Forscher zu berücksichtigen haben, ehe wir in Anlehnung an die Normentafeln und das reiche Material Keibel's auf einige Punkte der Entwicklung eingehen.

Reichel hat den Umbildungsvorgängen der Kloake besondere Aufmerksamkeit geschenkt (cf. oben p. 616 u. 625). Er verlegt die Eröffnung des Sinus urogenitalis auf eine frühere Entwicklungsstufe als die des Mastdarms (bei 22—25 mm langen Embryonen). Es interessiren uns ferner seine Beobachtungen über die Ureterenwanderung. Bei 11 mm langen Embryonen fand er 11 Schnitte (à 10 μ) kranial von der Abgangsstelle der Wolff'schen Gänge von ihrer dorsalen Seite abzweigend den Nierengang. „Anfangs sehr eng, erweitert er sich nach

oben ziemlich erheblich, endet aber schon auf dem 38. Schnitte blind, ohne sich irgendwie zu verästeln.“ Zweifellos haben wir es hier schon mit einer etwas älteren Anlage zu thun, wie aus Keibel's und Nagel's Angaben hervorgeht. 13 mm lange Embryonen zeigten den Ureter von den sehr weiten Wolff'schen Gängen genau in den Einmündungsstellen in den Sinus urogenitalis aussen hinten abzweigend, um rasch stark verengt in kaudal konvexem Bogen nach hinten medial abbiegend in die Höhe zu ziehen. Bei 22 mm langen Embryonen endlich münden die Wolff'schen Gänge und Ureteren „gemeinschaftlich“ in den Sinus urogenitalis ein. 25 mm lange Embryonen zeigten im unteren Theil der Rückwand der Blasenanlage eine mediane Leiste und zwei von rechts nach links stark abgeplattete Spalträume, „die nichts anderes sind als die Ausmündungen der in ihrem ganzen unteren Abschnitte stark abgeplatteten Wolff'schen Gänge“. „Von der äusseren Seitenwand dieser zwei Spalträume etwas oberhalb ihres unteren Endes gehen die Nierengänge ab.“ Die völlige Loslösung der Ureteren von den Wolff'schen Gängen beobachtete Reichel erst bei 30—31 mm langen Embryonen. Die Ureteren münden lateral von den Wolff'schen Gängen „an einer Stelle, die an der Grenze von Blase und Urethra zu liegen scheint“. Des Autors Ansicht über den mechanischen Vorgang der Ureterenwanderung ist bereits wiedergegeben.

Nagel's Untersuchungen über die bleibende Niere des Schweines beziehen sich besonders auf hier weniger interessirende Fragen. Eine sehr junge Nierenanlage schildert er von einem 8 mm langen Embryo „als wohlgebildeten Kanal“, welcher „in den Sinus urogenitalis nach aussen von dem Wolff'schen Gange“ einmündet. Er fährt fort (S. 365): „Eigentlich wäre es richtiger, zu sagen, dass der Ureter in das distale Ende des Wolff'schen Ganges mündet, denn der Uebergang des Wolff'schen Ganges in den Sinus urogenitalis geschieht unter allmählicher Erweiterung des erstgenannten Gebildes, weswegen es unmöglich ist, die Grenze zwischen Sinus urogenitalis und Wolff'schem Gang genau zu bestimmen.“ [1]) Uebrigens giebt Nagel schon von diesem Stadium an, dass die epitheliale Nierenanlage zum Theil sehr kurze Ausbuchtungen besitzt.

Janosik berührt nur ganz kurz die Nierenanlage und stellt den „ersten Anfang der Nierenentwicklung“ von einem 2,5 cm (!) langen Schwein dar. In der Figur (Taf. IV Fig. 55) mündet in der einen Hälfte

---

[1]) Hierin muss ich Nagel widersprechen, da es bei den mir vorliegenden Keibel'schen Reconstruktionen vom Menschen und vom Kaninchen (cf. Fig. 18) sowie an geeigneten Schnitten von Schweine- und Meerschweinchenembryonen (cf. Fig. 15) nicht schwierig ist die Grenze des Allantoisschenkels gegen den Sinus urogenitalis hin anzugeben. Doch muss ich Nagel Recht geben, dass ohne Reconstruktion aus Querschnittsserien allein eine klare Anschauung fast unmöglich zu gewinnen ist.

des Schnittes der Nierengang medial neben dem Wolff'schen Gange in die „Kloake". Die andere Hälfte des Schnittes hat nur die „erste Nierenanlage" getroffen, ein sehr wenig umfängliches rundliches Bläschen in dem central der Querschnitt des Nierenganges mit hohem Cylinderepithel. Die Figur steht in so auffallendem Gegensatze zu dem, was Reichel und Keibel beobachtet haben, hat auch nicht die geringste Aehnlichkeit mit den Nierenanlagen, die mir in den Keibel'schen Schweineserien zu Gesicht kamen, so dass nur eine Missbildung oder ein Irrthum dieser Zeichnung zu Grunde gelegen haben kann.

Ebenfalls sehr merkwürdige Angaben über die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens liefert Kallay. Seine Forschungen an einem 1,1 cm langen Embryonen sind bereits von Nagel (89 a) S. 364 kritisirt und richtig gestellt worden. Ich brauche daher hier nicht weiter auf dieselben einzugehen.

In den sehr ausführlichen und zahlreichen Tabellen der Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines von Keibel finden wir eine Reihe wichtiger Angaben. Ueber die Anlage des uropoetischen Apparates lesen wir: „Die erste Anlage des uropoetischen Systems tritt beim Schwein sehr früh und mit grosser Regelmässigkeit im gleichen Entwicklungsstadium auf. Sie findet sich bei Embryonen von 6—7 Urwirbeln (Tab. 20 u. 22—26) [3—4 mm]. Die Glomeruli der Urnieren treten erst verhältnismässig spät auf (Tab. 60—63, 64, 65) [6—7 mm]. Die erste Anlage der Nierenknospe finden wir auf Tab. 69—72 [8,2—8,6 mm] verzeichnet, die erste Anlage der Glomeruli der bleibenden Niere wieder beträchtlich später (Tab. 89—91), [19,5 mm], erst in einem Stadium, in welchem schon die Anlage der Milchdrüsen kenntlich ist."

Das ausserordentlich starke Wachsthum der Urniere beginnt in der Entwicklungsperiode des Auftretens der Glomeruli in der Urniere, und bedingt die plötzliche auffallende Veränderung der Körperform wie sie die Fig. 11 und 12 der Normentafel illustrieren. Der Autor giebt die Möglichkeit zu, dass die Urniere (S. 31) „nachdem die Wolff'schen Gänge die Kloake erreicht haben und die Glomeruli aufgetreten sind, vielleicht jetzt schon in Funktion tritt. Wenigstens kann man sich denken, dass mit dem in Funktion Treten der Urniere und der Einmündung der Wolff'schen Gänge in die Kloake auch das plötzliche und mächtige Wachsthum der Allantois in Beziehung steht."

Ueber die Entfaltung der Kloakenplatte finde ich in den Tabellen keine Notiz. Die Eröffnung des Afters ist zuerst bei einem 1,95 mm langen Embryo (Tab. 90) angegeben. Bei dem 23 mm langen Embryo der Fig. 29 der Normentafel sah ich deutliches Auseinanderweichen der Kloakenplatte vor dem Sinus urogenitalis, aber noch keine freie Eröffnung desselben nach aussen, wenngleich an dem der Afteröffnung

nächstliegenden Theil die Entfaltung fast bis zum Sinus urogenitalis (resp. Kloakengangsrest Reichel's) hinanreicht. Hiermit stehen die Reichel'schen Befunde in Uebereinstimmung. (cf. S. 616).

Betrachten wir die Urniere des Schweines etwas genauer und vergleichen sie mit den Organen der anderen Embryonen, so fällt vor allem ihre sehr bedeutende Grösse auf. Sie ist ganz unverhältnissmässig viel grösser als beim Maulwurf oder gar beim Meerschweinchen. Ihre Grösse und volle Ausbildung bleibt nach Mihalovics der Urniere noch bei Embryonen von 5 cm Länge. — In der Urniere des grössten mir zur Verfügung stehenden Embryo von 3,3 cm Länge konnte ich keine Symptome beginnender Involution konstatiren. Die Glomeruli besitzen sehr zahlreiche Gefässschlingen und sind sehr gross, bei weitem grösser als beim Maulwurf. An jüngeren Embryonen sieht man noch sehr deutlich den kubischen stark färbbaren Epithelsaum um die einzelnen Gefässschlingen herumziehen, besonders in den distalen, jüngeren Theilen der Urniere. Aeltere Embryonen haben viel niedrigeres Epithel auf ihren Glomerulis, so dass die zarten Gefässwände sehr deutlich hervortreten und stellenweis ganz von Epithel entblösst scheinen. Bei 19—23 mm langen Embryonen boten auch die distal gelegenen Glomeruli der Urniere dieses Aussehen. Es erscheint darnach die Annahme gerechtfertigt, dass um diese Zeit des Embryonallebens keine neuen Glomeruli in der Urniere entstehen, denn zweifellos sind doch die Glomeruli mit dem hohen Epithelbesatz als Jugendformen anzusehen, und wenn solche fehlen, wird man annehmen dürfen, dass die Neubildung junger Glomeruli aufgehört hat.

Die Urnierenkanälchen zeigen bei jüngeren und älteren Embryonen verschiedenes Verhalten, indem bei 20—22 Tage alten Schweinen die Tubuli collectivi von den Tubulis secretoriis gut zu unterscheiden waren durch die Höhe der Epithelien der weiteren Abschnitte und geringere Färbbarkeit. Im Ganzen sind die Querkanälchen sehr weit. Bei älteren Embryonen waren die Kanälchen noch bedeutend weiter, aber die Unterschiede der Epithelien sind selbst bei genauerer Betrachtung kaum nachweisbar. Janosik sah auch hier Differenzen (l. c. S. 138). Der Urnierengang ist sehr weit. Das interstitielle Gewebe der Urniere ist locker, gering entwickelt und von zahlreichen weiten Gefässen durchsetzt.

Die erste Nierenanlage wurde entsprechend den Embryonen der Tabellen 69—72 [6,4—8,6 mm Embryonen] als dorsomediale kurze schlauchförmige Ausstülpung des Wolff'schen Ganges beobachtet, an der Stelle, wo letzterer den nach ventral innen offenen Winkel macht, um in die Kloake zu gelangen; an der Nierenknospe waren keine Ausstülpungen zu sehen, wie im Gegensatz zu Nagel's Beoachtung hervorgehoben sei. Die von Nagel angegebenen Ausbuchtungen der Nierenanlage habe ich in erster Andeutung beim 9 mm langen Embryo der

Tab. 73, deutlicher beim 10 mm langen der Tab. 74 gesehen. Nach Reichel zeigen noch 11 mm lange Embryonen keine Abzweigungen der Ureterenanlage. An den Serien der Keibel'schen Tabellen sind sämmtliche Stadien der Ureterenwanderung zu verfolgen, es ergiebt sich völlige Uebereinstimmung sowohl mit Reichel's Befunden am Schwein, wie mit dem Riede's am Schaf. Die Serien ergänzen aber die Befunde von Reichel darin, dass sie auch noch jüngere Stadien geben. Eben bei diesen jüngsten Stadien finden wir die sehr auffallende Erscheinung, dass die Richtung der Nierenknospe primär von aussen oben nach unten innen gerichtet ist und auf den Schnittbildern ganz mediodorsal den Wolff'schen Gang verlässt. Diese Richtung setzt der entwicklungsmechanischen Erklärung des Vorganges der Wanderung um den Wolff'schen Gang herum nach aussen eine gewisse Schwierigkeit entgegen.

In der definitiven Niere finden wir noch bei 23 mm langen Embryonen auf den ziemlich kleinen, rundlichen Glomerulis hohes Epithel.

Fassen wir jetzt unsere Befunde am Schwein kurz zusammen, so können wir sagen:

1) Dass die Eröffnung des Sinus urogenitalis spät statthat zu einer Zeit, in welcher die Wolff'schen Körper bereits eine ganz ausserordentliche Grösse erreicht haben, und in der Niere schon Glomeruli in grösserer Zahl gebildet sind.

2) Die Anlage der Nierenknospe stimmt mit den Befunden anderer Säugethierembryonen überein.

3) Die ganz ausserordentlich voluminöse Entwicklung der Urnieren, die weit über das hinausgeht, was bei Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen und Maus gesehen wurde.

4) Die Niere bildet sich aus lange vor Eintritt der regressiven Veränderungen in der Urniere, die ja erst bei 5—6 cm langen Embryonen frühestens (cf. S. 620) einsetzen sollen (nach Mihalcovics).

Nach der Schilderung der von den einzelnen Embryonen erhobenen Befunde will ich jetzt zu einer kurzen zusammenfassenden Betrachtung der eingangs gestellten Fragen übergehen.

Der Sinus urogenitalis und die Zeit seiner Eröffnung.

Was den Modus der Eröffnung des Sinus urogenitalis bei den Säugethieren betrifft, so kann nach den Bildern, welche wir bei der Maus, beim Meerschweinchen und Schwein erhielten, kein Zweifel darüber sein, dass das Auseinanderweichen der Kloakenplatte diesen Vorgang bedingt. Es wäre überflüssig, diese von der Mehrzahl der Autoren übereinstimmend gemachte Erfahrung zu wiederholen, wenn nicht Mihalcovics an der Hand seiner bereits S. 616 besprochenen Abbildungen ein ganz anderes Verhalten konstruirt hätte.

Wenn wir die Zeit der Eröffnung des Sinus urogenitalis bei verschiedenen Säugern mit einander vergleichen wollen, so kann das kaum durch Verwertung der Länge oder des Alters der Embryone geschehen, sondern einmal durch die Vergleichung der Entwicklungshöhe des Gesammtorganismus, dann aber besonders durch die des Entwicklungsgrades des Urogenitalsystems. Ein Vergleich der Eröffnungszeit des Sinus in Beziehung zur Entwicklung der Körperorgane im allgemeinen ergiebt schon aus den wenigen mitgetheilten Tabellen, dass wir es nicht mit einer überall gleichzeitig auftretenden Bildung zu thun haben. Beim Meerschweinchen von 25 Tagen der Tab. 12 haben wir eine Entwicklungshöhe des Organismus, welche der einer 9,5 mm langen weiblichen Maus fast entspricht und doch ist bei letzterer der Sinus urogenitalis geöffnet, während erst 29—30 Tage alte Meerschweinchen diese Erscheinung zeigen. Tourneux hat übrigens für das Schaf (cf. oben S. 616) auf grosse individuelle, vielleicht auf sexueller Basis beruhende Verschiedenheiten in der Eröffnungszeit aufmerksam gemacht. Für Maus, Schwein, Maulwurf fand ich ziemlich übereinstimmende Entwicklungsstufen der Organe zur Zeit der Eröffnung des Sinus urogenitalis, für den Menschen konnte ich nur feststellen, dass zu einer Zeit, in welcher seine allgemeine Organentwicklung der eines 25tägigen Meerschweinchens ungefähr entspricht, bei 11,5 mm langen Embryonen, der Sinus noch völlig geschlossen ist. Ich muss daher auf Grund dieser Beobachtung den Nagel'schen gegenteiligen Behauptungen widersprechen, Behauptungen die mir nach einem eingehenden Studium von Nagel's Arbeiten auch durch die Befunde dieses Autors durchaus nicht gerechtfertigt erscheinen und die er vor allen Dingen versäumt hat durch Abbildungen klarzustellen. Dass die von Nagel an entsprechender Stelle citirte Abbildung nicht einem Embryo dieses Stadium sondern einem sehr viel älteren Embryo entnommen ist, darauf wurde schon S. 615 hingewiesen.

Grosses Interesse bietet die Frage: Auf welcher Stufe der Ausbildung stehen die Exkretionsdrüsen zu der Zeit, in welcher die Ableitungswege ihre freie Oeffnung nach aussen erhalten? Nagel hat Beziehungen zu erkennen geglaubt und nimmt an, der Sinus urogenitalis öffnet sich dann, wenn die Urniere soweit entwickelt ist, wie sie das beim 11 mm langen menschlichen Embryo ist, also nach ihm funktionsfähig erscheint, daher auch funktionirt, und wenn ausserdem die Allantois obliterirt ist.[1]) Dass die Dinge so einfach liegen, wie Nagel angiebt, davon habe ich mich nicht überzeugen können, bin vielmehr zu dem Resultat gekommen, dass ein Abhängigkeitsverhältnis

[1]) Nur nebenbei sei hier bemerkt, dass Nagel hier ein Irrthum untergelaufen ist; der Allantoisgang ist beim menschlichen Embryo dieses Stadiums noch keineswegs obliterirt.

zwischen Ausbildung der Exkretionsdrüsen und Entfaltung der Kloakenplatte in keinem der von mir untersuchten Säugethierembryonen zu konstatiren ist. Im Einzelnen gestalten sich die Verhältnisse folgendermaassen. Für den Menschen nehme ich mit KEIBEL (cf. S. 614) bei 14 mm langen Embryonen Eröffnung des Sinus urogenitalis an. Solche Embryonen haben eine gut ausgebildete Urniere, auch die Niere ist zu Anlagen der Tubuli contorti und Glomeruli differenzirt. Die Urnieren sind aber qualitativ d. h. ihrem inneren Bau nach nicht merklich, verändert, quantitativ etwas vergrössert gegen die Urnieren der 11,5 mm langen Embryonen. Die WOLFF'schen Körper der letzteren secerniren nicht[1]), denn, „so kann man mit NAGEL mit Recht fragen, wo denn das von der Urniere gelieferte Sekret bleiben sollte", da ja der Sinus urogenitalis und der enge Allantoisgang nur minimale Sekretmengen aufnehmen könnten. Secernieren die WOLFF'schen Körper aber hier nicht, so wäre es nicht gerechtfertigt, auf die Sekretion des histologisch fast ganz gleich gebauten Körpers bei dem etwas älteren Embryo zu schliessen. Wir haben somit keinen Anhaltspunkt dafür, eine functionelle Beziehung zwischen Urniere und Eröffnung des Sinus beim Menschen anzunehmen.

Bezüglich der Maus konnten wir S. 659 zusammenfassend sagen: Die Eröffnung des Sinus urogenitalis erfolgt vor dem ersten Auftreten von Glomerulis in den harnbereitenden Organen. Die WOLFF-schen Körper sind stark rudimentär, die bleibenden Nieren erst im Stadium lebhafter Differenzirung, noch ohne rundliche Glomeruli.

Dieses Verhalten zeigt sehr deutlich das Fehlen von Beziehungen in der zeitlichen Ausbildung der ableitenden Wege und der Sekretionsorgane. Bemerkt sei noch, dass der Allantoisgang der Maus sehr frühzeitig geschlossen ist und dass die Urniere vor der Entfaltung der Kloakenplatte in keinem Stadium für funktionsfähig angesehen werden kann.

Das Meerschweinchen ist das dritte Säugethier mit dauernd sehr enger, als Harnrecipient untauglicher Allantois. Wir fanden den Sinus bei 26 Tage alten Embryonen (cf. S. 662) noch geschlossen[2]), bei 29 Tage alten Meerschweinchen, dem nächst älteren untersuchten Stadium, geöffnet. Die WOLFF'schen Körper sind schon in Rückbildung, ehe die Entfaltung erfolgt und in den Nieren sind noch keine fertigen Glomeruli zur Zeit, wo bereits eine freie Oeffnung besteht. Demnach bestehen auch beim Meerschweinchen keine Beziehungen dieser Bildungen.

---

[1]) Allerdings käme hier noch die Diffusion durch die Körperwand des Embryo hindurch in Frage. Man könnte sich vorstellen, dass die physiologische Kapillarsekretion des übrigen Körpers in den Kapillaren der Urniere eine specifische Harnsekretion sei, direkt in das die Kapillaren allseitig umgebende, den Körper durchtränkende Fruchtwasser hinein.

[2]) Die von NAGEL festgestellte Kommensurabilität des Urogenitalapparates von Mensch und Meerschweinchen in diesen Stadien ist S. 663 besprochen.

Sehen wir, wie sich beim Maulwurf diese Vorgänge gestalten, so haben wir zunächst die Ausbildung einer grossen, mit der Harnblase in Verbindung stehenden Allantoisblase hervorzuheben. Der Sinus öffnet sich nach eingetretenen Rückbildungsvorgängen in der Urniere und nachdem in der Dauerniere reichliche kugelige Glomeruli zur Entwicklung gekommen sind, wiederum ein ganz anderes Verhalten als bei den bisher besprochenen Embryonen, das man aber vielleicht auf die Persistenz der Allantois zurückführen könnte.

Das Schwein hat gleichfalls eine grosse offene Allantois. Bei ihm finden wir die Eröffnung (cf. S. 668) des Sinus urogenitalis zur Zeit sehr hoher Entwicklung der mächtig grossen Urniere, die aber schon lange vorher ein relativ gleich voluminöses Organ war und wenn man überhaupt eine beträchtliche Sekretion annimmt, auch in jenen früheren Entwicklungsperioden Urin secernirt haben muss.[1]) In den Nieren finden sich reichliche kleine Glomeruli zur Zeit der allmälichen Entfaltung der Kloakenplatte.

Auch die mit offener Allantois versehenen Säugethiere Schwein und Maulwurf bieten also differentes Verhalten ihrer Exkretionsdrüsen zur Zeit der Eröffnung des Sinus.

Mesonephros, Metanephros; ihre Beziehungen zu einander und ihre Funktion.

Die Urniere haben wir bei den untersuchten Embryonen in sehr abweichenden Ausbildungsformen gesehen. Zunächst fiel die sehr verschiedene Grösse und Differenzirung des Organes im ausgebildeten Zustande auf. Im Schwein fanden wir ein ganz ausserordentlich grosses den grössten Raum der Abdominalhöhle einnehmendes und weit gegen das Kopfende hinaufreichendes Organ, bei der Maus in einem reichlichen interstitiellen Gewebe nur wenige vereinzelte Querkanälchen, nirgends Glomeruli. Das Parenchym nahm nur einen sehr beschränkten Bezirk der Urnierenleiste ein.

Zwischen diesen Extremen stehen die Wolff'schen Körper des Menschen, des Maulwurfs und des Meerschweinchens in absteigender Folge aufgezählt.

Nach der Beschreibung der Kaninchenurniere durch Mihalcovics würde das Kaninchen nach der Höhe seiner Urnierenausbildung nach

---

[1]) Nehmen wir eine früh einsetzende lebhafte Harnsekretion der Urniere an, so bleibt unerklärt, weshalb die Kloakenplatte der dauernd herrschenden positiven Druckdifferenz in den ableitenden Wegen erst so spät nachgiebt. Selbst dann würde noch die Schwierigkeit bestehen, die allmälige Eröffnung von aussen nach innen. „ohne nennenswerthen Zerfall von Zellen", zu erklären.

dem Schwein kommen, so dass wir die absteigende Reihe Schwein, Kaninchen, Mensch, Maulwurf, Meerschweinchen, Maus erhalten würden, wobei zu bemerken ist, dass zwischen Meerschweinchen und Maus der Unterschied am grössten ist.

Das erste Auftreten der Glomeruli als rundliche gefässhaltige Körper wird für den Menschen bei ungefähr 7 mm langen Embryonen (His: Embryo — A. und B. ca. 28 Tage) anzunehmen sein. Beim Schwein von 17 Tagen (6—7 mm Länge) ca. finden sich nach Keibel in der Urnierenanlage schon Glomeruli, in 7 mm langen Maulwurfsurnieren fanden wir schon wohlausgebildete Glomeruli und für das Meerschweinchen konnten wir am 23. Tage nach dem letzten Wurfe die ersten ausgebildeten Glomeruli nachweisen. Bei der Maus ist es uns überhaupt auf keinem der Stadien von 4—10 mm Länge gelungen, Glomeruli in der Urniere zu finden.

Was die Dauer des Bestandes der Urniere vom ersten Auftreten wohlgebildeter Glomeruli in dem Wolff'schen Körper bis zum Beginn der regressiven Veränderungen betrifft, so konnten auch hierin sehr wesentliche Verschiedenheiten festgestellt werden. Die Maus ist für diese Frage überhaupt nicht zu verwerthen, denn ihre Urniere besitzt keine Glomeruli. Für das Meerschweinchen ist die Zeitspanne sehr kurz, haben wir doch schon am 25. Tage der Entwicklung deutliche Zeichen der Rückbildung in den Wolff'schen Körpern gesehen. Aehnliches gilt für den Maulwurf, dessen 9 mm lange Embryonen uns schon eine beginnende Involution der Urniere zeigte. Ganz anders aber verhält sich das Schwein, dessen 5 cm lange Embryonen frühestens Involutionserscheinungen am Wolff'schen Körper bieten und auch für den Menschen haben wir den beträchtlichen Zeitraum, der zwischen 7 mm und 22 mm langen Embryonen liegt, als Zeit der absoluten Zunahme der Urniere bis zum Beginn der Involution.

Mit der Entwicklung der Urniere steht nach weit verbreiteter Ansicht die Entwicklung der bleibenden Niere in engem Zusammenhange. „Die definitive Niere bildet sich zu einer Zeit, da die Urniere bereits die Höhe ihrer Ausbildung fast erreicht hat, um dann im Verlaufe der Rückbildung der Urniere die Funktion der Harnabsonderung nach und nach zu übernehmen", dies ist ein Satz, dem man wiederholt in der einschlägigen Literatur begegnen kann.

Nach den mir vorliegenden Serien kann ich dieser Annahme nicht beipflichten. Bei der Maus haben wir ja überhaupt keine nennenswerthe Entwicklung der Urniere, die ziemlich spät auftretenden ersten Glomeruli und Tubuli contorti der Dauerniere können also auch in keiner ablösenden Beziehung zum Wolff'schen Körper stehen. Beim Meerschweinchen und beim Maulwurf haben wir vor Ausbildung der Niere Involutionserscheinungen an der Urniere und auch beim Menschen kommen die Glomeruli der Niere zu spät, wenn sie die Insuf-

ficienz oder den Verlust von Urnierenglomeruli ersetzen sollen, sehen wir doch bei 22 mm langen Embryonen den Beginn der Rückbildung der Urniere, aber erst 30 mm lange Embryonen haben wirkliche Nierenglomeruli aufzuweisen. Dabei haben wir aber noch gar nicht die wichtige Frage berücksichtigt: Sind wir überhaupt berechtigt, von den kleinen, noch in starkem Wachsthum begriffenen MALPIGHI'schen Körperchen mit dem hohen Epithel auf den Gefässschlingen eine irgend wie belangreiche funktionelle Leistung anzunehmen? Ich glaube, man wird diese Frage schwerlich mit Ja beantworten können. Ganz anders als bei den erwähnten Thieren vollzieht sich die Nierenentwicklung beim Schwein, denn hier sahen wir in der Niere Glomeruli bei 25 mm langen Ebryonen, also lange vor Beginn der Involution in der Urniere. Wenn aber der WOLFF'sche Körper des Schweines bis zu einer Grösse des Embryo von 5 cm, dieser Vergrösserung proportional zunimmt, so ist es wohl fraglich, ob die Nierenglomeruli ihre spätere Funktion gleich nach erreichter Ausbildung übernehmen.

Es besitzen also die von uns untersuchten Säugethierarten mit Ausnahme des Schweines keineswegs jene allmälige Ersetzung des Mesonephros durch den Metanephros, vielmehr haben wir einen mehr oder weniger beträchtlichen Zeitraum zwischen der Involution des einen und der vollendeten Evolution des anderen Organes nachweisen können. Hierdurch gerathen wir in Konflikt mit der These von der gleichmässigen fötalen Harnsekretion und werden die Gründe zu erörtern haben, welche für und wider diese sprechen.

Bekanntlich ist der Mesonephros der Anamnia die dauernd funktionirende Harndrüse und auch bei den Reptilia überdauert die sekretorische Funktion desselben um ein Bedeutendes die Zeit des embryonalen Lebens. Daraus hat man dann auch für die höheren Amniota den Schluss ziehen zu dürfen geglaubt, dass die Urniere auch hier während ihres entwickelten Zustandes Harn secernire. Mir will diese einfache Uebertragung nicht berechtigt erscheinen.

Auf exakte Weise hat man die Frage der fötalen Harnsekretion durch chemische Untersuchungen festzustellen versucht, doch haben die Experimente von GUSSEROW (78), DOEDERLEIN (90), FEHLING (79), ZUNTZ (84), PROCHOWNIK, WIENER (83), KRUKENBERG (85), recht verschiedene Resultate ergeben. GUSSEROW experimentirte an Kreissenden und Schwangeren der letzten Monate, seine Resutate sind daher für die uns interessirenden jungen Entwicklungszustände nicht zu verwerthen, überdies ist die Methode der Versuchsanordnung von AHLFELD (79), als nicht einwandsfrei angezweifelt. PREYER (85), folgert aus der Hippursäurebildung im Foetus, welche bekanntlich GUSSEROW nachgewiesen zu haben glaubt, „dass im menschlichen Foetus schon sehr lange vor der Ge-

burt dieselben chemischen Processe wie beim Erwachsenen ablaufen, ohne direkte specifische Beteiligung des sich differenzirenden embryonalen Protoplasma in allen Fällen.“ Fehling hat seine Untersuchungen auch über jüngere Embryonen ausgedehnt und fand im Fruchtwasser eine sehr geringe Menge Harnstoff, einen Gehalt, welcher nicht einmal der Harnstoffmenge des Blutes gleichkommt. Da aber jede seröse Flüssigkeit zwischen 0,006 und 0,06 % (einige enthalten sogar bis zu 0,16 %) Harnstoff enthält, so wäre nach Preyer die Ableitung des im Fruchtwasser normaler Weise gefundenen Harnstoffes allein aus der fötalen Niere nicht gerechtfertigt. Nach Fehling beweist diese Anwesenheit von Harnstoff im Fruchtwasser weder Thätigkeit der fötalen Niere noch der Haut. Eine viel grössere Bedeutung legt der Autor den Gefässen der Nabelschnur bei, auf deren lebhafte osmotische Thätigkeit er hinweist. Auch die Abhängigkeit der Fruchtwassermenge vom höheren oder tieferen Sitze der Placenta lässt wohl einen Schluss zu auf die Bedeutsamkeit der extraembryonal in der Fruchtblase stattfindenden Diffusionsvorgänge.

Doederlein's Untersuchungen an Rindsembryonen der verschiedensten Altersstufen führten zu dem Ergebnis, dass in allen Stadien der Entwicklung eine Urinsekretion bestehe. Der Autor untersuchte die beim Rindsembryo leicht getrennt zu erhaltende Allantois- und Amnios-Flüssigkeit und konnte in der ersteren Harnbestandtheile auch in seinen jüngsten Embryonen nachweisen.[1]) — Zunächst muss im Anschluss an diese Angaben aber daran erinnert werden, dass auch beim Rind eine Trennung der Allantois- von der Amnios-Flüssigkeit nur so lange bestehen kann, als der Sinus urogenitalis ventral geschlossen ist, dass später eine Mischung stattfinden kann, auf dem Wege von der Allantoisblase durch den Urachus, die Harnblasenanlage, Sinus urogenitalis in die Amnioshöhle. Sodann aber finde ich die enorme Vascularisation der Allantois, des „Gefässträgers“ gar nicht berücksichtigt. Könnten nicht mit ebensoviel Recht die ungemein zahlreichen Gefässe der Allantois für die Transsudation oder Sekretion der Flüssigkeit verantwortlich gemacht werden wie die Nieren des Embryo? Zumal wir durch Zuntz und Cohnstein wissen, dass in den fötalen Nieren die Blutdruckverhältnisse zu einer Sekretion die denkbar ungünstigsten sind, und zwar um so ungünstiger, je jünger der Fötus ist, da der arterielle Blutdruck kaum die Hälfte des Blutdruckes nach der Geburt beträgt und der venöse Druck sehr viel höher ist. Wir können also

[1]) Es muss hervorgehoben werden, dass der jüngste von Doederlein untersuchte Rindsfoetus 33 gr (!) wog (cf. l. c. p. 149 Tabelle). Er soll dem zweiten Schwangerschaftsmonat entstammen. Zum Vergleich sei erwähnt, dass ein Meerschweinchenembryo vom 23. Tage 0,077 gr. wog. Die von Doederlein untersuchten Foeten erscheinen daher viel zu alt, um über so frühe Stadien, wie sie uns in dieser Arbeit interessiren, irgend welchen Aufschluss zu geben.

aus Doederlein's Versuchen nur schliessen, dass die Stoffwechselprodukte des Embryo in der Allantoisflüssigkeit zur Ausscheidung gelangen, ob aber die Nieren oder die Allantoisgefässe den „Harn" ausscheiden, ist durch diese Untersuchungen nicht entschieden.

Wie Doederlein, spricht sich Wiener für eine lebhafte und regelmässige Nierenthätigkeit des Fötus aus. Seine Experimente setzten aber die Embryonen unter so abnormen Bedingungen, dass nach Preyer und Krukenberg ein Schluss auf das physiologische Verhalten nicht berechtigt ist. Höchstens kann die Möglichkeit der Urinsekretion durch die fötale Niere gefolgert werden.

Krukenberg injicirte dem Mutterthier Jodkali, konnte dieses aber in den veraschten fötalen Nieren nicht nachweisen. Er kommt nach seinen Experimenten zu dem Resultate, „dass eine regelmässige und ausgiebige Thätigkeit der fötalen Niere nicht existirt."

Ahlfeld hat endlich an Föten mit vollständigem Mangel beider Nieren den Nachweis erbracht, „dass die Niere ein Organ ist, welches während des intrauterinen Lebens bedeutungslos sein kann."

Sehr eingehend discutirt finden wir die Frage der foetalen Harnsekretion bei Preyer (85). Er stimmt im Allgemeinen den Folgerungen von Fehling, Krukenberg, Zuntz, Ahlfeld bei und urtheilt über die chemischen Untersuchungen der Allantoisflüssigkeiten von Rindern, Schweinen etc., dass sich „irgend welche physiologische Schlussfolgerungen über die Funktion der Urnieren nicht ableiten" lassen.

Gewähren uns die angeführten Untersuchungen auch keine Gewissheit über die Funktion der embryonalen Exkretionsdrüsen in den Stadien, welche unseren Untersuchungen vorlagen, so scheinen sie mir doch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit gegen eine Urinsekretion der Urniere und der jungen Nieren zu sprechen. Sucht man nach weiteren Gründen, welche diese Wahrscheinlichkeit erhöhen könnten, so finden wir dieselben in den morphologischen Eigenthümlichkeiten des Exkretionsapparates selbst, im Gegensatze zu Nagel, (89 b.), der „in Erwägung des anatomischen Verhaltens der Urniere", diese als absonderndes Organ betrachtet. Nach Nagel's Beoabachtungen haben wir die Urniere eines 11 mm langen Embryo als ein „in voller Thätigkeit sich befindendes absonderndes Organ" zu betrachten, welches „sein Aussehen nicht ändert bis zu dem Zeitpunkte, wo die Rückbildung anfängt". Wir haben uns oben überzeugen können, dass dieses „in voller Thätigkeit sich befindende absondernde Organ" bei 11,5 mm langen Embryonen keinen Recipienten für sein Exkret besitzt, da der Sinus urogenitalis noch verschlossen ist, erst bei 14 mm langen Föten sich eröffnet, und die Allantois einen ganz engen Gang darstellt. Sonach müssten wir uns zu der Annahme einer Sekretstauung in den ableitenden Wegen mit all' ihren Folgen verstehen, oder wir müssen, und das ist wohl zweifellos das richtigere, auf die Annahme der lebhaften absondernden Funktion verzichten.

Bieten aber die Wolff'schen Körper bis zu ihrer Rückbildung gleiches histologisches Verhalten, so sehe ich keinen Grund, für einen 20 mm langen Embryo z. B. eine andere funktionelle Thätigkeit anzunehmen als für den 11 mm messenden, nämlich keine irgendwie in Betracht kommende Sekretion. Uebrigens sei auch bemerkt, dass die Angabe Nagel's, die Urniere ändere ihr Aussehen während der Zeit ihres Bestandes nicht, mir insofern nicht ganz korrect erscheint, als die Glomeruli mit zunehmender Grösse des Embryo und der Urniere eine fortschreitende Abflachung des Epithels erfahren, das die Gefässschlingen überzieht, eine Veränderung, die funktionell der Urniere förderlich sein müsste.

Ueber den wichtigen Punkt des Funktionsüberganges von der Urniere auf die Dauerniere geht Nagel ziemlich leicht hinweg, indem er auf den Widersinn hinweist, der in der Annahme einer Stockung der Harnsekretion liegen würde und daher die Rückbildung der Urniere in einer fortgeschrittenen Stufe der Entwicklung annimmt, wo die Niere so weit ausgebildet ist, dass man ihr eine Sekretion zutrauen darf. Wir haben schon oben (p. 618) (p. 674) diesen Punkt behandelt und gezeigt, dass nach den einwandfreien anatomischen Befunden, wenn man den Urnieren eine irgendwie beträchtliche Funktion nach Art der Dauerniere zuschreibt, in der That eine „Stockung der Sekretion" eintreten müsste. Wir sehen darin einen zweiten, sehr gewichtigen Grund gegen die Annahme einer Harnsekretion vor und während jener Zeit.

Wie oben gezeigt, besitzen ausser dem Menschen noch das Meerschweinchen, der Maulwurf und die Maus Urnieren, welche vor der Entwicklung der bleibenden Niere regressive Veränderungen erleiden, wir können daher für diese schon aus dem einen Grunde keine beträchtliche Sekretion annehmen, und das um so weniger, wenn wir den oben geschilderten Bau der Wolff'schen Körper bei Maus und Meerschweinchen, den Verschluss der ableitenden Wege bei denselben Säugern, endlich den kurzen Bestand der ausgebildeten Urniere bei Meerschweinchen und Maulwurf in Betracht ziehen.

Eine ganz abweichende Stellung nimmt das Schwein ein, dessen Exkretionsapparat, in frühen Stadien schon, nach der anatomischen Untersuchung die Ausübung einer sekretorischen Funktion nicht unmöglich erscheinen lässt und bei dem auch die Niere zur Zeit, zu welcher die Rückbildung der Urniere einsetzt, bereits so weit in der Entwicklung vorgeschritten ist, dass nicht wie beim Menschen, Maulwurf und Meerschweinchen eine Stockung der Sekretion eintreten müsste. Ob man aber, nachdem die Verhältnisse bei allen anderen bis dahin untersuchten Säugern durchaus gegen eine Funktion der Urniere sprechen, ohne positive Beweise beim Schwein eine solche wird annehmen dürfen, das ist eine Frage, welche ich glaube mit Nein beantworten zu müssen.

Die Nierenknospe und ihre Lagebeziehungen zum Wolff'schen Gang.

Wie schon oben mitgetheilt, konnte ich sehr junge Nierenknospen von der Maus, dem Meerschweinchen, beim Schwein und vom Kaninchen beobachten. Den Angaben der Autoren entsprechend wurden sie am untersten Theile des Wolff'schen Ganges als dorsale, ja dorsomediale Ausstülpungen gefunden.

Schon oben (p. 625) wurde hervorgehoben, dass die entwicklungsmechanischen Erklärungsversuche, welche zur Verlagerung der Ureteren im Urogenitalapparat gegeben wurden, fast alle erst dann einsetzen, wenn der Ureter bereits seine Lage an der lateralen Wand des Urnierenganges erreicht hat. Da die von Kupffer gegebene Darstellung einer Drehung des Wolff'schen Ganges 180° um seine Achse nicht hinreichend begründet erscheint, das Phänomen der Verlagerung der Nierenknospe vom dorsomedialen an den lateralen Theil der Wand zu deuten, so versuchte ich, auf anderem Wege mir über die mechanischen Ursachen dieser „Wanderung" klar zu werden.

Bevor ich dazu übergehe, im Folgenden eine von den bisher ausgesprochenen abweichende Ansicht zu geben, hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich ihr nicht den Werth einer Hypothese, sondern nur den eines Anlaufes dazu beilege. Ich muss mich ganz zu den Sätzen Roux's (96) bekennen, dass „der Nachweis der Uebereinstimmung in allen besonderen, d. h. für die angenommenen Ursachen charakteristischen Wirkungen bis in die Merkmale und Differentiale zweiter und ev. dritter Ordnung" zu erbringen ist, und ferner, dass wir zu prüfen haben, „ob nicht andere Faktoren ebenso weit die gleiche Wirkung hervorbringen können, als von uns die thatsächliche Uebereinstimmung der beiderseitigen Erscheinungen festgestellt wurde". Beiden Forderungen konnte zur Zeit noch nicht im ganzen Umfang entsprochen werden. Einmal wurde der der ganzen Betrachtung zu Grunde liegende Gedanke nicht bis in die feinsten Einzelheiten und Modifikationen verfolgt, wie sie sich in der grossen Reihe der Formen bieten. Dann aber konnte die Möglichkeit anderweitiger Deutung nicht ausgeschlossen werden, wenn auch zur Zeit keine andere Deutung vorliegt, welche unsere specielle Frage beantwortet.[1])

Der Wolff'sche Gang macht in seinem kraniokaudalen Verlauf ziemlich weit unten einen scharfen Winkel nach vorn und medialwärts,[2]) kurz bevor er in die Kloake ausmündet. Gerade am Scheitel

[1]) Hierbei ist abgesehen von der Kupffer'schen Annahme einer Drehung des Wolff'schen Ganges um 180°, welcher die von Roux geforderten Vorbedingungen zur Drehung fehlen.

[2]) Die Grösse dieses Winkels scheint nach der mir vorliegenden Rekonstruktion für Mensch, Kaninchen und Schwein verschieden gross zu sein, woraus ein etwas

dieses Winkels sprosst die Nierenknospe hervor. Es erscheint diese Stelle des Wolff'schen Ganges für die Ausstülpung gewissermaassen disponirt, indem ja schon zur Ermöglichung der Schwenkung des Urnierenganges hier besonders lebhafte Zellproliferationen stattfinden mussten. Sehen wir etwas näher zu, welcher Theil der Urnierenwand nächst dem Scheitel des Winkels am stärksten sich zur winkligen Biegung vergrössern musste, so finden wir nicht einfach eine Zone parallel zur Achse des Kanales an der Konvexität, sondern eine schräg um den Winkel an der Wandperipherie herumlaufende, von hinten oben auf den Scheitel und von da nach vorn ventral und einwärts ziehende Linie. Dieser schräge Verlauf erklärt sich daraus, dass der Wolff'sche Gang eine spiralige Einwärtsbiegung gemacht hat, wie das aus Fig. 18 zu sehen ist, einer Zeichnung nach dem Plattenmodell eines Kaninchenembryos aus der Sammlung meines verehrten Lehrers, Prof. Keibel.

Die angegebene Linie ist sozusagen die Führungslinie der Nierenknospe, denn sie bezeichnet den Weg, auf dem die Mündung des Ureters an den lateralen Theil des Wolff'schen Ganges gelangt.

Die jüngste Nierenanlage des Schweines hat von ihrer Ursprungsstelle am Scheitel des hier sehr scharf winklig umgebogenen Wolff'schen Ganges eine nach dorsal und aussen gerichtete Lage. Diese Richtung stimmt sehr wohl überein mit der Zone grössten Wachsthums am Wolff'schen Gang, welche der Nierenknospe die Entstehung gab. An dem etwas älteren Stadium der Nierenanlage im Modelle des Kaninchens ist der Winkel des Wolff'schen Ganges und die spiralige Eindrehung recht deutlich. Die Ureteranlage liegt hier in der Verlängerung des unteren kurzen Schenkels des Wolff'schen Ganges, nach medialwärts etwas abgewichen, entsprechend der Linie, welche die Zone stärkster Zellproliferation am Urnierengang beschreibt. Dieselbe Lage des Ureters in der Verlängerung des Wolff'schen Ganges zeigt die Fig. 15 der Nierenknospe eines Meerschweinchens.

Die Verschiebung der Oeffnung der Nierenknospe am Wolff'schen Gange entlang aus der primär dorsomedialen Lage am Scheitel des Winkels zur immer weiter lateral und der Kloake näher gelegenen Mündung, dem Verlaufe der mehrerwähnten Linie folgend, könnte man sich etwa folgendermaassen denken:

Die Vergrösserung der Nierenknospe erfolgt theils durch die Zellthätigkeit der Epithelzellen des Nierenganges selbst, theils durch die Epithelien, welche an der Zone lebhaftesten Wachsthums gelegen, noch direkt dem Lumen des Urnierenganges angehören, aber durch ihr excentrisches Wachsthum in der Richtung der Nierenknospe, allmählig

---

verschiedener Verlauf der stärksten Wachsthumszone am Urnierengang folgen würde.

sich vom Wolff'schen Gange von hinten nach vorn zu sondern und in das Lumen des Nierenganges aufgenommen werden. Schreitet nun dieses Wachsthum und damit die Trennung vom Wolff'schen Gang weiter nach der Kloake zu fort, so kommt die Mündung des Ureters allmählig immer weiter lateral am Wolff'schen Gang zu liegen, und wird schliesslich ganz emancipirt von diesem lateral in die Harnblasenanlage münden. Die Erweiterung des Endstückes vom Wolff'schen Gang zum Allantoisschenkel würde dem Gesagten zufolge auf selbstständiger Erweiterung des Wolff'schen Ganges beruhen.

Den weiteren Verlauf der Verlagerung des Ureters an der Harnblasenanlage nehmen wir nach v. Mihalcovics an.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Prof. Keibel für die Ueberlassung dieser Arbeit und seine gütige stets hülfsbereite Unterstützung meinen verbindlichsten Dank zu sagen. Herrn Hofrath Prof. Wiedersheim spreche ich meinen ergebensten Dank aus für die Gewährung der Erlaubniss in seinem Institut zu arbeiten und die Hülfsmittel seiner Bibliotek zu benützen.

Endlich bin ich Herrn Prof. Zumstein für die liebenswürdige Ueberlassung einer grossen Anzahl vorzüglicher Serien von Meerschweinchenembryonen zu besonderem Danke verpflichtet.

Literatur.

van Ackeren (89): Beitrag zur Entwicklgs.gesch. der weiblichen Sexualorgane d. Menschen. I.-D. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 48.

Ahlfeld (79): Ueber einen Monopus mit vollständigem Mangel der äusseren Genitalien u. d. Afters. Arch. f. Gyn. Bd. 17 (1879.)

Beauregard (77): Contribution à l'étude de dévelloppement des organes génitaux urinaires chez les mammifères. Thèse de Paris Nr. 240. 1877.

Bischoff (52): Entwicklungsgeschichte d. Meerschweinchens. Giessen 1852.

Born (94): D. Entwicklung d. Ableitungswege d. Urogenitalapparates u. d. Dammes beim Menschen. Berichte von Merckel u. Bonnet. 1894.

Bornhaupt (67): Untersuchungen über d. Entwicklung d. Urogenitalsystems beim Hühnchen. I.-D. Dorpat (Riga) 1867.

Braun (77): D. Urogenitalsystem d. einheimischen Reptilien. Arbeiten aus d. zool. zoot. Instit. zu Würzburg Bd. IV.

Bronn's Klassen und Ordnungen d. Thierreichs. Leipzig.
91. Bd. VI. Abtheilung IV. Vögel von Gadow u. Seleka.
„ „ „ III. Reptilia von Hoffmann.

Doederlein (90): Vergleichende Untersuchungen über Fruchtwasser und foetalen Stoffwechsel. Arch. f. Gynaek. Bd. 37. 1890.

Fehling (79): Ueber d. physiologische Bedeutung d. Fruchtwassers. Arch. f. Gynaek. Bd. 14. 1879.

Gegenbaur (92): Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen. Leipzig V. 1892.

Gusserow (78): Zur Lehre vom Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht. Arch. f. Gynaec. Bd. 13. 1878.

Hamrurger (90): Ueber d. Entwicklung d. Säugethierniere. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1890 Suppl.

Hertwig (96): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte d. Menschen. V. Jena.

His (80): Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—85.

Janosik (85): Histologisch embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Mathem.-naturw. Kl. Bd. 91. Abteil. III. Heft 1—5

Keibel (88): D. Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryo. Arch. f. Anat. u. Entwickl. gesch. 1888.

Keibel (91): Ueber den Schwanz d. menschlichen Embryo. Anatom. Anzeiger 1891. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1891.

„ (93): Ueber d. Harnblase u. Allantois d. Meerschweinchens mit einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. Anatom. Anzeiger 1893.

„ (95 a): Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. II. Schwalbe's Morphol. Arbeiten. Bd. V. 1895.

„ (95 b): Ueber die Entwicklung von Harnblase, Harnröhre u. Damm beim Menschen. Anatom. Verhandl. zu Basel. 1895.

„ (96): Zur Entwicklungsgeschichte d. menschlichen Urogenitalsystems. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1896.

„ (97 a): Noch einmal zur Entwicklungsgeschichte d. menschl. Urogenitalsystems. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1897.

„ (97 b): Normentafeln zur Entwicklungeschichte des Schweines. Jena 1897.

Koelliker (84): Grundriss der Entwicklungsgeschichte. II. Leipzig 1884.

Krukenberg (85): Zur Frage der fötalen Nierensekretion u. Fruchtwasserbildung. Arch. f. Gynaec. Bd. 26. 1885.

Kupffer (65, 66): Untersuchung über die Entwicklung d. Harn- und Geschlechtsystemes. Schultze's Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. I u. II, 1865. 1866.

Liebekühn (82): Querschnitte von der Anlage d. Allantois u. Harnblase von Meerschweinchenembryonen. Marburger Sitzungsber. 1882.

Meyer (90): D. Entwicklung der Urnieren beim Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 36. 1890.

Mihalcovics (85); Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Harn- u. Geschlechtsapparates der Amnioten. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. 1885.

Minot Sedgwick (94): Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte d. Menschen. Deutsch von Kästner. Leipzig 1894.

Nagel (88): Ueber die Entwicklung d. Sexualdrüsen und d. äusseren Geschlechtstheile beim Menschen. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1888. II. Halbband.

„ (89 a): Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 34. 1889.

„ (89 b): Beitrag zur Lehre von d. Herkunft d. Fruchtwassers. Arch. f. Gynaek. Bd. 36. 1889.

„ (91): Ueber d. Entwicklung d. Uterus u. d. Vagina beim Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37. 1891.

„ (92 a): Ueber d. Entwicklung d. Harnblase beim Menschen u. bei Säugethieren. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1892. I. Halbband.

Nagel (92 b): Ueber d. Entwicklung d. Urethra u. d. Dammes beim Menschen. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 40. 1892.

„ (92 c): Ueber d. Entwicklung d. Urethra u. d. Dammes beim Menschen. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. II. Halbband. 1892.

„ (96): Zur Entwicklung d. Urogenitalsystems beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Entw. 1896.

Preyer (85): Specielle Physiologie d. Embryo. Leipzig. 1885.

Rathke (32): Abhandlungen zur Bildungs- u. Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. d. Thiere. Leipzig, 1832—33.

Reichel (93 a): D. Entwicklung d. Harnblase und Harnröhre. Verh. d. physik. medic. Ges. Würzburg. 1893.

(93 b): D. Enstehung d. Missbildungen d. Harnblase u. Harnröhre. Arch. f. klin. Chirurg. 1893.

Retterer (90); Sur l'origine et de l'évolution de la région ano-génitale des mammifères. Journal de l'anat. et de la physiol. 1890.

Riede (87): Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. J-D. München. 1887.

Selenka (87): Studien zur Entwicklungsgeschichte d. Thiere. Heft 4, 2. Hälfte. Wiesbaden 1887.

Strahl (86): Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryo. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1886.

Tiedemann (13): Anatomie d. kopflosen Missgeburten. Landshut 1813

Tourneux (88): Du tubercule génital et de l'anus. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1888.

(92): Dévelloppement des organes génitaux-urinaires chez l'homme. Atlas d'Embryologie. Travaux et mémoires des facultés de Lille. Mémoire No 10. Tome II.

Waldeyer (70): Eierstock und Ei. Leipzig. 1870.

Wiedersheim (90): Ueber die Entwicklung d. Urogenitalapparates d. Crocodilier u. Schildkröten. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 36. 1890.

(94): Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena. III. 1894.

Wiener (83): In Arch. f. Gynaek. Bd. 23. 1883.

Zuntz (84): In Pflüger's Archiv Bd. 34. 1884.

Duval (89): Atlas d'Embryologie. Paris 1889.

Kallay (85): Die Niere im frühen Stadium des Embryonallebens. Mittheilungen aus dem embryolog. Institut d. Univers. Wien, 1885. Neue Folge, Heft I.

Roux (96): Ueber die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Halle a. S. 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII—XXIII.

Allgemein geltende Zeichenerklärung:

A. After.
Al. Allantois.
Am. Aftermembran.
As. Allantoisschenkel.
Cl. Kloake.
Cp. Kloakenplatte oder Kloakenmembran.
c. W. Querkanälchen der Urniere.
D. Darm.
D. s. c. Dépression sous-caudale Tourneux's (88).
Gg. Keimdrüse.
Gh. Geschlechtshöcker.
Gl. Glomerulus des Wolff'schen Körpers.
Gp. Genitalplatte.
L. Leber.
M. G. Müller'scher Gang.
N. Niere.
Nb. Nierenblastem.
Ng. Nierengang.
Nk. Nierenknospe.
P. Penis.
Pa. Pankreasanlage.
Pe. Peritonealepithel.
Ph. Peritonealhöhle.
Pi. Damm.
Sd. Schwanzdarm.
Su. Sinus urogenitalis.
Ur. Ureter.
v. Gl. Gefäss des Glomerulus.
W. G. Wolff'scher Gang.
W. K. Wolff'scher Körper.

Fig. 1—3. Sagittale Längsschnitte durch den Sinus urogenitalis und die Kloakenplatte von Maulwurf-, Meerschweinchen- und Mäuseembryonen. Die Zeichnungen zeigen den Sinus in seiner grössten Längenausdehnung, und die Kloakenplatte an ihrer in der Mittellinie des Körpers gelegenen dünnsten Stelle.

Fig. 1. Sinus urogenitalis und Geschlechtsglied (*P.*) eines 11 mm langen Maulwurfembryo (cf. Tab. 16). Die Schnittrichtung verläuft cranialwärts nicht ganz genau in der Mittellinie, wie aus der gezeichneten medialen Wand des ausmündenden Wolff'schen Ganges hervorgeht. Der Sinus urogenitalis erreicht in diesem Schnitte den tiefsten Punkt. Die Genitalplatte durchzieht den Penis in seiner ganzen Länge, verschliesst aber den Sinus urogenitalis noch vollständig gegen aussen. Der Damm (*Pi.*) ist gebildet. Der Darm mündet frei durch den After nach aussen. Die Peritonealhöhle (*Ph.*) reicht weit zwischen Darm und Sinus hinab. Vergr. 50.

Fig. 2. Sinus urogenitalis und Geschlechtsglied eines 26 Tage alten Meerschweinchenembryo. Die Kloakenplatte ist an dieser ihrer dünnsten Stelle noch vollkommen erhalten, doch fällt ihre viel geringere Höhe im Vergleich zu Fig. 1 auf. In die Harnblasenanlage ragt der Wolff'sche Gang hinein, zeigt sich aber noch durch eine dünne Membran verschlossen. Der Darm ist durch die Aftermembran verschlossen. Letztere zeigt sich auf noch weiter medialwärts gelegenen Längsschnitten noch dünner, doch wurde vorliegender Schnitt ausgewählt, weil dieser die dünnste Stelle der Kloakenplatte zeigt. Vergr. 50.

Fig. 3. Sinus urogenitalis, Kloake und Geschlechtshöcker eines 7,0 mm langen Mäuseembryo. Hier ist noch eine Kloake vorhanden. Der Schwanzdarm ist noch eine Strecke weit erhalten. Die Kloakenmembran (*Cp.*) zeigt eine Lücke, die aber nicht die Kloake mit der Aussenwelt verbindet, sondern in deren Masse eingebettet liegt. Im Geschlechtshöcker reicht die Kloakenplatte über dessen Spitze hinaus auf die dorsale Fläche hinüber. Vergr. 50.

Fig. 4—13. Schnitte durch die Urniere von: Schwein, Maulwurf, Meerschweinchen und Maus zur Veranschaulichung der verschiedenartigen Ausbildung des Wolff'schen Körpers bei diesen Säugethieren.

Fig. 4. Querschnitt durch den Wolff'schen Körper eines 20 Tage alten Schweineembryo (Tab. 17 Schwein 273 N. T. Tab. 71) aus dem mittleren Drittel des Organs. Vergr. 25. Die Grösse der Glomeruli und die Zahl der Querkanälchen, sowie die geringe Entwicklung des interstitiellen Gewebes ist hervorzuheben.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Maulwurfsembryo von 8,5 mm gr. L. (Tab. 14) in Höhe des mittleren Drittels der Urniere. Vergr. 25. Hinter dem Wolff'schen Körper ist die Niere im Querschnitt mit Anlagen der Tubuli contorti getroffen.

Die Leber ist in ihrer äussersten Spitze angeschnitten. In dem Nabelbruch liegen eine Anzahl Darmschlingen.

Der Wolff'sche Körper hat in der Figur Dimensionen seines Querschnittes, welche in höher oder tiefer gelegenen Schnitten nicht oder nur sehr wenig übertroffen werden. Ein Vergleich mit Fig. 4 zeigt die ganz bedeutend geringere Ausbildung der Maulwurfsurniere gegen die des Schweins.

Fig. 6. Längsschnitt durch die untere Rumpfhälfte eines 7,5 mm langen Maulwurfsembryo. Vergr. 25. Die Urniere ist in ihrer grössten Längenausdehnung getroffen, zeigt an ihrer ventralen Fläche 14 Glomeruli, dorsal eine grosse Anzahl gewundener, quergeschnittener Kanäle. Die geringe Grösse der Glomeruli im Vergleich zu Fig. 4 ist sehr deutlich.

Der Schnitt hat den Geschlechtshöcker seitlich vom Bereich des Sinus urogenitalis getroffen. Vor der Urniere die mächtige Leber und Darmschlingen.

Fig. 7. Querschnitt durch den Rumpf eines 21—22 Tage alten Meerschweinchenembryo (Tab. 11. Serie des Herrn Prof. Zumstein.) Vergr. 25. Mittleres Drittel des Wolff'schen Körpers. Sehr geringe Entwicklung der Urniere. Die in der Figur linke Urniere ist in Figur 11 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 8. Querschnitt durch den Rumpf eines 24 Tage alten Meerschweinchenembryo (Serie des Herrn Prof. Zumstein) im mittleren Drittel der Urniere. Vergr. 25. Man sieht im Wolff'schen Körper einige enge Querkanälchen mit niederem Epithel und kleine rundliche Glomeruli, deren hoher intensiv gefärbter Epithelüberzug auffällt. Das interstitielle Gewebe ist reichlich entwickelt. Im Vergleich zu Schwein und Maulwurf ganz rudimentäre Urniere!

Der Müller'sche Gang ist auf der einen Seite lateral vom Wolff'schen Gang zu sehen.

Fig. 9. Querschnitt durch das untere (stark eingerollte) Rumpfende einer 5,7 mm gr. L. messenden Maus (Tab. 5). Vergr. 25. Der Schnitt verläuft senkrecht zur grössten durch den Körper zu führenden Geraden, hat in Folge der starken Einkrümmung des Beckenendes des Embryo, das Medullarrohr an zwei Stellen getroffen. Der erste, in der Fig. obere Querschnitt (*M.'*) liegt dem Schwanzende näher und geht gleichzeitig durch die Hinterextremitätanlage. Der zweite Querschnitt des Medullar-

rohres (*M.*) ist weiter cranial gelegen und trifft im Rumpfe die Urniere, das untere Leberende und die Pankreasanlage (*Pa.*). Vom Darm ist nur das Mesenterium (*Me.*) getroffen. Der Wolff'sche Gang ist jederseits 2 mal getroffen. Medial und dorsal vom kaudalen Querschnitt des *W. G.* liegt das Nierenblastem.

Von der Urniere ist jederseits nur ein Kanälchen gegetroffen, welches in mesodermales Gewebe eingebettet weder auf diesem noch irgend einem anderen Schnitte mit einer Glomerulusanlage in Verbindung steht. Die Urniere ist hier nur in minimalen Andeutungen vorhanden. Die eine, in der Figur linke Urniere ist mit dem darauf folgenden Schnitt der Serie in den Figg. 12 und 13 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 10. Querschnitt durch den Rumpf eines Mäuseembryo von 8,0 mm gr. L. (Tab. 8). Vergr. 25. Es wurde ein Schnitt ausgewählt, welcher möglichst viel Parenchym im Wolff'schen Körper enthält. Diese Schnitte liegen cranialwärts von der Zone stärkster Querschnittsdicke der Keimdrüsen. Die letzteren ragen auch in der Figur als wohlausgebildete rundliche Gebilde vom medialen Rande der Urnierenleiste in die Leibeshöhle hinein. Fast der ganze Raum der letzteren wird von der gefässreichen Leber eingenommen.

In der Urnierenleiste sind ausser dem Müller'schen und Wolff'schen Gange eine geringe Anzahl von Urnierenkanälchen, aber keine Glomeruli zu sehen. Man vergleiche hiermit Figg. 4, 5, 8!

Fig. 11 giebt die in der Fig. 7 linke Urniere des 21—22 Tage alten Meerschweinchens bei stärkerer Vergrösserung. (Zeiss Oc. 2 Ob. D.) Die hier gegebene Ausbildung der Glomeruli ist für jenes Entwicklungsstadium charakteristisch, in dem auch die weiter cranial gelegenen Glomerulusanlagen dem gezeichneten entsprechen.

Das Urnierenparenchym der Figur wird durch ein gewundenes Kanälchen dargestellt, dessen blindes Ende eine typische, sehr junge Glomerulusanlage aufweist. Das unverändert hohe Epithel des Ganges[1]) ragt über einen Gefässquerschnitt in das erweiterte Lumen des Kanals hinein; die

---

[1]) v. Michalcovics bildet von seinen Kaninchenembryonen ganz abweichende Glomerulusanlagen ab. Er giebt an dem Wandtheil der Urnierenkanälchen, welcher der Glomerulusanlage aufliegt, sehr niederes Plattenepithel an. Ich habe in den Meerschweinchenserien des Herrn Prof. Keibel und des Herrn Prof. Zumstein nur das in Fig. 11 dargestellte Verhalten gesehen.

gegenüberliegende Wand zeigt sehr deutlich die Abflachung des Epithels wie es die spätere Bowman'sche Membran besitzt.

Figg. 12 u. 13, zwei aufeinander folgende Querschnitte durch die Urniere eines 5,7 mm langen Mäuseembryo (cf. Fig. 9). Sie zeigen das ganze Urnierenparenchym in der Urnierenleiste, dargestellt durch ein gewundenes Urnierenkanälchen. Fig. 12 enthält die in Fig. 13 fehlenden Abschnitte des Kanales. Der Kanal endet blind, ohne irgend eine Spur der Glomerulusanlage. An der vorderen Kante der Urnierenleiste ist die Keimdrüsenanlage zu sehen.

Figg. 14—17. Schnitte durch die Nierenknospen von Schwein, Meerschweinchen, Maus und Kaninchen an ihren Abgangsstellen vom Wolff'schen Gange.

Fig. 14. Querschnitt durch die Gegend der Schwanzwurzel eines 20 Tage alten Schweineembryo (Tab. 17 N. T. Tab. 71). Vergr. 50.

Der Schnitt hat die Nierenknospe (*Nk.*) an der Stelle getroffen, wo sie aus dem dorso-medialen Theil der Wand des Wolff'schen Ganges hervorgesprosst ist. Medial von ihr liegt das Nierenmesenchym. Auf der anderen Seite des Schnittes ist nur der Wolff'sche Gang und das Nierenblastem getroffen. Ventral von den Urnierengängen ist die Peritonealhöhle, rechts weiter als links eröffnet. In der Mittellinie liegt der Darm, der sich mit dem darunter liegenden Sinus urogenitalis noch nicht zur Kloake verbunden hat. Links ist der Sinus schon nahe an den Wolff'schen Gang herangetreten. Unterhalb des Sinus urogenitalis ist die Allantois im Querschnitt und ganz unten in der Figur die Peritonealhöhle des Rumpfes eröffnet.

Fig. 15. Aus einem Längsschnitt durch die untere Rumpfhälfte eines 20 Tage alten Meerschweinchens. Vergr. 50. Aussprossung der Nierenknospe am Scheitel der winkligen Abknickung des Wolff'schen Ganges. Die Nierenknospe ist im Nierenblastem kugelig angeschwollen (das Lumen ist in diesem Schnitte nicht enthalten). Der Nierengang liegt in einer Geraden mit dem „Allantoisschenkel". Der Wolff'sche Gang ist nur eine ganz kurze Strecke in diesem axialen Schnitte zu verfolgen wegen seines nach aussen von der Längsachse abweichenden Verlaufes nach cranialwärts. Der Sinus urogenitalis ist eben angeschnitten.

Fig. 16. Querschnitt durch das kaudale Ende eines 4 mm langen Mäuseembryo. Vergr. 50. (Tab. 3.) Ventral die durch die Kloakenplatte verschlossene Kloake. Links der Wolff'sche Gang im Querschnitt, von dessen dorsomedialer Wand aus die sehr

kurze Nierenknospe in das Blastem hineinragt. Rechts ist nur das Blastem getroffen.

Fig. 17. Querschnitt durch den Wolff'schen Gang und einen Theil der Urnierenleiste an der Stelle der ersten Anlage der Nierenknospe eines Kaninchenembryo. Der Urnierengang zeigt am medialen Theil seiner dorsalen Wand mehrschichtiges Epithel und undeutlichere Abgrenzung gegen das hier gelegene Nierenblastem, als im übrigen Theil seiner Peripherie. Diese, genau der späteren Lage ganz junger Nierenknospen entsprechenden Stelle der Wand steht im Begriff die Nierenknospe aus dem Epithel ihrer Wand zu bilden.

Fig. 18. Zeichnung eines Plattenmodelles von den Ableitungswegen des Urogenitalapparates eines jungen Kaninchenembryo (Rekonstruktion des Herrn Prof. Keibel).

Sehr deutlich sieht man die winklige Biegung des Wolff'schen Ganges vor seinem Eintritt in die Kloake, sowie die Abgangsstelle des Ureters am Scheitel dieses Winkels. Der Ureter tritt von dorsal und medial her an den unteren und äusseren Wandtheil des Wolff'schen Ganges heran. Die Erweiterung des Wolff'schen Ganges kaudal vor dieser winkligen Abknickung, zum Allantoisschenkel tritt deutlich hervor. Die Anlage des Nierenbeckens (*Pr*,) ist vorhanden. Die Allantois setzt sich als weites dorso-ventral etwas abgeflachtes Rohr aus der Kloake nach oben zu fort.

Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Aeste der Aorta descendens beim Menschen.

Von

J. Frédéric in Strassburg i/E.

(Aus dem anatomischen Institut in Strassburg.)

Mit 13 Abbildungen im Texte.

Gelegentlich der Präparation der Aorta abdominalis auf dem Präparirsaal wurde die Aufmerksamkeit des Herrn Prof. Schwalbe auf eine Anzahl häufig vorkommender kleiner Aestchen gelenkt, welche meistens einen kurzen Verlauf haben und sich im Bindegewebe der Umgebung verlieren. Auch wurde bemerkt, dass die A. iliaca communis zuweilen Aestchen zum mittleren Theil des Ureters abgiebt. Letztere sind in der Literatur allgemein bekannt und werden als Aa. uretericae mediae beschrieben. Hingegen fanden sich über jene kleinen Aeste der Aorta abdominalis nur wenige kurze Angaben bei Haller, Sömmering, Theile, Meckel, Krause und Henle.

Am ausführlichsten schreibt Theile: „Mehrere kleine Aestchen derselben (Bauchaorta) begeben sich zum Plexus coeliacus, zu den auf den grossen Gefässen liegenden Lymphdrüsen, zu den Lendendrüsen, zum mittleren Theil des Harnleiters (uretericae mediae [Haller], die aber auch aus der A. iliaca kommen). Namentlich scheint kurz vor der Theilung ziemlich beständig ein Gefässchen abzugehen, das sich nach unten und rechts zu den Lendendrüsen begiebt und mit Zweigelchen der Samenpulsader anastomosirt, dem auf der linken Seite ein aus dem Anfang der unteren Gekröspulsader kommendes Aestchen entspricht."

Es wurde mir nun von Herrn Prof. Dr. Schwalbe die interessante Aufgabe übergeben, eine genauere Beschreibung von der Anordnung und dem Vorkommen dieser Aestchen zu geben und sodann zu untersuchen, ob und in wiefern diesen Aestchen eine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung zukommt.

Es stellte sich bei der weiteren Präparation heraus, dass dieselben durchaus keine konstante Anordnung zeigen, sondern in jedem einzelnen Fall variiren, sowohl in Zahl als auch in Verteilung und zwar in einem gewissen Verhältniss zu der Anordnung der übrigen Aeste der Bauchaorta. So z. B. findet man, wenn die A. spermatica interna rechts aus der A. renalis, links aus der Aorta entspringt, dass in gleicher Höhe mit der A. spermatica sinistra rechterseits direkt aus der Aorta ein kleiner Ast abgeht, der zum Bindegewebe der Umgebung zieht. (Fig. III, IV.) Siehe auch unten S. 705.

Im Grossen und Ganzen sind die Aestchen als vordere und als seitliche zu unterscheiden; die letzteren finden sich in grösserer Zahl.

Es wurde stets auf dem Wege der makroskopischen Präparation nach Wachsinjektion von der Aorta ascendens aus vorgegangen; zur Untersuchung kamen 9 Fälle, 2 vom erwachsenen Menschen, 5 vom Kind und Neugeborenen, 2 von Föten vom 6.—7. Monat.

Von Anfang an stand die Frage offen, ob diese Gefässe Ueberreste eines primitiven Zustandes, oder ob sie in späterer Periode sekundär entstanden sind. Deshalb wurde die Untersuchung auch auf jüngere Individuen, Kinder, Neugeborne und zuletzt auch auf Embryonen ausgedehnt; hierbei wurden die Gefässchen, wenn auch nicht in grösserer Zahl, so doch in typischerer Anordnung wiedergefunden.

Wir können also mit Gewissheit behaupten, dass diese Gefässchen schon bei Embryonen aus verhältnissmässig jungen Stadien vorhanden sind, und wir es also mit Bildungen einer verhältnissmässig frühen Entwicklungsperiode zu thun haben. Welche Bedeutung kommt nun diesen Aestchen zu, wie reihen sie sich unter die übrigen Aeste der Aorta und ferner: wie sind sie entwicklungsgeschichtlich zu beurtheilen?

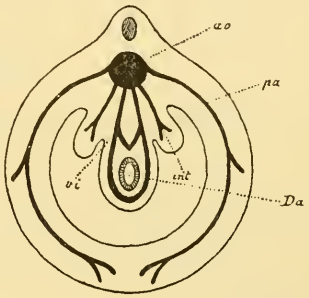
Ueber die Entwicklungsgeschichte der Aeste der absteigenden Aorta ist nur wenig bekannt. Es existiren in dieser Beziehung zwei Arbeiten von Hochstetter (siehe Literaturverzeichniss 16, 17).

In der ersten Arbeit werden ausschliesslich die Aa. ischiadicae, iliacae communes und femorales berücksichtigt. In der zweiten Arbeit finden sich mehrere interessante Beobachtungen über die A. umbilicalis und die A. mesenterica superior. Ueber die übrigen Aeste der Aorta descendens werden indess nur wenige Angaben gemacht. Ferner hat Mackay ein Schema aufgestellt, in welchem eine metamere Anordnung der Aeste der absteigenden Aorta zu Grunde gelegt ist. (Yule Mackay: 18.) M. nimmt an, dass ursprünglich in der Höhe eines jeden Rumpfsegments der Stamm der vereinigten dorsalen (oder wenn dieselben noch getrennt sind, der beiderseitigen Aorten) jederseits drei symmetrische Aeste entsendet, welche sämmtlich in gleicher Höhe entspringen: zwei vordere, zwei seitliche und zwei hintere.

Dieselben verlaufen im Bogen nach vorn, d. h. ventralwärts, um hier in der Mittellinie je zu zweien zusammenzutreffen und bilden so ge-

wissermassen je zwei einen Kreis, weshalb MACKAY sie als „circles" bezeichnet. Die vorderen Aeste versorgen den Darmkanal, die hinteren die Leibeswand und den Rückgratskanal, die seitlichen hauptsächlich den WOLFF'schen Körper und die mit ihm in Verbindung stehenden Organe. Demgemäss unterscheidet M. „visceral, parietal und intermediate circles". Letzterer, der „intermediate circle" entspricht den seitlichen Aesten und wird so bezeichnet, weil die Ursprungsstelle derselben zwischen der des „visceral" und des „parietal circle" liegt.

Diese Auffassung MACKAY's lässt sich in einigen Punkten mit den Verhältnissen, wie wir sie beim erwachsenen Menschen finden, in Einklang bringen. So ist bei den hinteren Aesten der absteigenden Aorta, den Aa. intercostales und lumbales eine vollständig segmentale Anordnung vorhanden; bei den vorderen und seitlichen Aesten indessen ist eine solche nicht mehr zu konstatiren, ausserdem sind die vorderen Aeste, die Darmarterien, unpaar geworden; dass dieselben ursprünglich



Schema für die ursprüngliche Anordnung der Aeste der Aorta descendens (nach MACKAY etwas vereinfacht).

ao = Querschnitt der Aorta descendens,
Da = Querschnitt durch den Darmkanal,
vi = „visceral circle",
pa = „parietal circle",
int = „intermediate circle".

ebenfalls paarig vorhanden waren, wird allgemein angenommen (QUAIN) und ist von HOCHSTETTER für die A. omphalo-mesenterica bei einem Katzenembryo nachgewiesen worden (HOCHSTETTER, Entwicklungsgeschichte des Gefässsystems in „Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch." 1891. Bd. I) und für die gleiche Arterie auch beim menschlichen Embryo durch HIS. (HIS, Anatomie menschlicher Embryonen I, S. 124.) Es war nun von Interesse, dass beim weiteren Verlauf der Arbeit mehrere Beobachtungen gemacht wurden, welche auf eine segmentale Anordnung der Aeste der Bauchaorta bei Föten, aber auch in späteren Stadien, sogar bei Erwachsenen zu schliessen erlaubten; besonders war dies der Fall bei den vorderen Aesten der Bauchaorta. Hierbei zeigte es sich, dass die kleinen Aestchen in mehreren Fällen rudimentäre Glieder des ursprünglichen metameren Systems darstellen. Ausserdem waren auch die Befunde bei den übrigen Aesten in dieser Beziehung von Bedeutung. (A. coeliaca, A. mesenterica superior et inferior, A. spermatica interna etc.)

Dadurch wurde das Gebiet unserer Arbeit etwas erweitert und es wurde auf Grund dieser Thatsachen nachzuweisen versucht, inwiefern

ursprünglich bei den Aesten der Aorta descendens eine metamere Anordnung vorhanden war und wie aus derselben der fertige Zustand sich entwickelt.

Zu diesem Zweck ist der Ursprung eines jeden Gefässes genau bestimmt worden und es ist hierbei besonders auf die Aa. intercostales und die Aa. lumbales Bezug genommen worden, indem diese Gefässe eine feste Grundlage der segmentalen Anordnung liefern. (Siehe S. 693.) Nach den Angaben der Lehrbücher werden die unteren vier Arterienpaare, welche von der Hinterseite der Aorta entspringen, als Aa. lumbales bezeichnet; die Arterie, welche unter der 12. Rippe verläuft, wird als Art. intercostalis XII gezählt. (Sömmering, Hyrtl.)[1])

Es folgt nun die Beschreibung der einzelnen Befunde in den von mir untersuchten Fällen.

Aorta abdominalis.

I. Vordere Aeste (visceral circle: Mackay; siehe Figuren S. 712).

Die vorderen Aeste der Bauchaorta sind: die A. coeliaca, A. mesenterica superior und A. mesenterica inferior; sie sind alle drei unpaar und versorgen den Darmkanal und seine Drüsen.

In Bezug auf die Ursprungsstelle machte ich folgende Beobachtungen:

Die A. coeliaca hat ihren Ursprung beim Erwachsenen gleich unter dem Hiatus aorticus, dicht ober- oder unterhalb der A. lumbalis I (siehe Fig. I, II, auch Tabelle), beim Kind durchschnittlich etwas höher oben zwischen der A. intercostalis XII und der A. lumbalis I (siehe Fig. III, IV, V, VI, VII), in einem Fall bei einem Fötus entspringt die A. coeliaca genau in der Höhe der A. intercostalis XII. (Siehe Fall VIII.)

Die A. mesenterica superior entspringt beim Erwachsenen dicht unterhalb der A. coeliaca, je nach dem Ursprung derselben nahe unterhalb der A. lumbalis I oder oberhalb von der A. lumbalis II; beim Kind durchschnittlich in der der Höhe der A. lumbalis I, ebenso beim Fötus. (Siehe Fig. III, IV, V, VI, VII, VIII, IX.)

Ferner besteht bei Kindern und Föten ein grösserer Abstand zwischen dem Ursprung der A. coeliaca und der A. mesenterica

[1]) Anmerkung: Es wäre wünschenswerth gewesen, dass zur grösseren Genauigkeit die Aa. intercostales und lumbales im Kadaver selbst, vor Herausnahme des Präparats, bestimmt wurden (nach den betreffenden Intercostalräumen); doch ist dies nur in einem Falle möglich gewesen.

superior; in einzelnen Fällen findet sich zwar das Verhältniss wie beim Erwachsenen (sogar beim Fötus, siehe Fig. IX); doch ist in der grössten Zahl der Fälle vom Fötus und Kind der Abstand bedeutend grösser; in einem Fall entspringt die A. mesenterica superior ein ganzes Segment tiefer wie die A. coeliaca (siehe Fig. VIII). Genauere Messungen ergeben folgendes Resultat: (es wurde der Abstand zwischen dem unteren Rande des Ursprungs der A. coeliaca und dem oberen Rande der A. mesenterica superior gemessen; ferner der Abstand zwischen dem unteren Rande des Ursprungs der A. coeliaca und dem oberen Rande der A. mesenterica inferior. Die dritte Reihe giebt den Abstand zwischen je zwei Lendenarterienpaaren).

	Abstand des Urspr. der Art. coeliaca und mesent. sup.	Abst. des Urspr. der Art. coeliaca und mesent. inf.	Abst. zweier Lenden-arterienpaare
Fall I erwachsen	0,0 mm	60,0 mm	30,0 mm
Fall II erwachsen	0,0 mm	64,0 mm	30,0 mm
Fall III 16 Monate altes Kind	2,5 mm	36,0 mm	12,0 mm
Fall IV 5 Monate altes Kind	2,0 mm	30,0 mm	10,0 mm
Fall V neugeborenes Kind	2,0 mm	23,0 mm	8,0 mm
Fall VI neugeborenes Kind	2,0 mm	23,0 mm	7,0 mm
Fall VII todtgeborenes Kind	3,5 mm	24,0 mm	6,0 mm
Fall VIII Fötus: 6—7 Monate	2,5 mm	13,5 mm	4,0 mm
Fall IX Fötus: 6—7 Monate	1,0 mm	13,0 mm	3,5 mm

Hieraus geht hervor, dass der Abstand zwischen der A. coeliaca und der A. mesenterica superior beim Erwachsenen Null beträgt, beim Kind und Neugebornen zwischen 2,0—3,5 mm, beim Fötus vom 6. Monat zwischen 1,0 und 2,5 mm schwankt. Aus den beiden anderen Reihen ergiebt sich, dass der Abstand zwischen dem Ursprung der Art. coeliaca und der A. mesenterica inf. mit dem Alter zunimmt; das gleiche zeigt sich bei der dritten Reihe. Ausserdem ist klar, dass die Zahlen der letzten Reihe im Grossen und Ganzen in einem direkten

Verhältniss zu der Körperlänge stehen, indem der Abstand je zweier Lendenarterienpaare ungefähr einer Segmenthöhe entspricht.

Beziehen wir die Zahlen der ersten und zweiten Reihe auf die dritte Reihe, so ergiebt sich folgendes Verhältniss:

	Abstand der Art. coeliaca und mes sup.	Abstand je zweier Lendenarterienpaare	Verhältniss
Fall I	0,0 mm	30,0	$\frac{0}{30} = 0$
Fall II	0,0 mm	30,0	$\frac{0}{30} = 0$
Fall III	2,5 mm	12,0	$\frac{2,5}{12,0} = 0,208$
Fall IV	2,0 mm	10,0	$\frac{2,0}{10,0} = 0,200$
Fall V	2,0 mm	8,0	$\frac{2,0}{8,0} = 0,250$
Fall VI	2,0 mm	7,0	$\frac{2,0}{7,0} = 0,286$
Fall VII	3,5 mm	6,0	$\frac{3,5}{6,0} = 0,583$
Fall VIII	2,5 mm	4,0	$\frac{2,5}{4,0} = 0,625$
Fall IX	1,0 mm	3,5	$\frac{1,0}{3,5} = 0,286$

Vergleichen wir die zweite und dritte Reihe der Tabelle auf Seite 695, so erhalten wir folgende Zahlen:

	Abstand zwisch. A coeliaca und A. mesent. infer.	Abstand je zweier Lendenarterienpaare	Verhältniss
Fall I	60 mm	30	$\frac{60}{30} = 2,0$
Fall II	64 mm	30	$\frac{64}{30} = 2,133$
Fall III	36 mm	12	$\frac{36}{12} = 3,0$
Fall IV	30 mm	10	$\frac{30}{10} = 3,0$

	Abstand zwisch. A. coeliaca und A. mesent. infer.	Abstand je zweier Lenden-arterienpaare	Verhältniss
Fall V	23 mm	8	$\frac{23}{8} = 2{,}875$
Fall VI	23 mm	7	$\frac{23}{7} = 3{,}286$
Fall VII	24 mm	6	$\frac{24}{6} = 4{,}0$
Fall VIII	13,5 mm	4	$\frac{13{,}5}{4} = 3{,}375$
Fall IX	13 mm	3,5	$\frac{13}{3{,}5} = 3{,}714$

Unsere Befunde weichen in einer Beziehung von den Angaben Theile's ab; nach Th. entspringt die A. coeliaca, auch beim Erwachsenen, oberhalb von der A. intercostalis XII (nach Theile's Zählung A. lumbalis I), die A. mesenterica superior zwischen der A. intercostalis XII und der A. lumbalis I (nach Theile's Zählung A. lumbalis I — A. lumbalis II). Von sämmtlichen Autoren aber wird der Abstand zwischen dem Ursprung der A. coeliaca und der A. mesenterica superior als äusserst klein bezeichnet; nur in seltenen Fällen soll er nach Theile 1 Zoll (= 26,16 mm) betragen.

Ferner ist noch nachzutragen, dass in Fall III die bekannte Varietät vorliegt, dass die A. hepatica aus der A. mesenterica superior stammt (siehe Fig. III. hep.).

Bei der Beurtheilung dieser verschiedenen Befunde sind mehrere Punkte hervorzuheben:

1. Der Abstand zwischen dem Ursprung der A. coeliaca und der A. mesenterica superior ist beim Kind und Fötus grösser als beim Erwachsenen, und zwar nicht nur relativ, sondern absolut. Dieser Unterschied findet sich durchgehend. (Siehe Tabelle Seite 695, 696, 697). Wir betrachten den Befund beim Kind und Fötus als eine frühere Entwicklungsstufe. Wie ist nun der Uebergang in den fertigen Zustand beim Erwachsenen zu erklären? Es ist anzunehmen, dass das Wandungsstück der Aorta, welches zwischen dem Ursprung der A. coeliaca und der A. mesenterica superior liegt, zunächst im Wachsthum allmählich zurückbleibt, sodann allmählich in die Wandung der beiden benachbarten Gefässe aufgenommen wird, sodass schliesslich der Abstand vollständig verschwindet. So rücken scheinbar die A. coeliaca und die A. mesenterica superior einander entgegen.

Diese Annahme erklärt auch folgende von mehreren Autoren erwähnte Varietät; Meckel schreibt: „Sie (d. h. die A. mesenterica superior) bildet nicht ganz selten einen gemeinschaftlichen, bisweilen fast zolllangen Stamm mit der Eingeweideschlagader eine Bildung, die wegen der Schildkrötenähnlichkeit merkwürdig ist.“ Diese Varietät dürfte so entstehen, dass die Arterien einander so nahe rücken, dass sie schliesslich zu einem einheitlichen Stamm verwachsen.[1])

2. Die Art coeliaca entspringt beim Kind durchschnittlich höher als beim Erwachsenen, gewöhnlich zwischen der A. intercostalis XII und der A. lumbalis I, bei einem Fötus (siehe Fig. VIII) sogar genau in der Höhe der A. intercostalis XII.

3. Die Art. mesenterica superior entspringt durchschnittlich in der Höhe der Art. lumbalis I.

Diese Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass ursprünglich zwischen dem Ursprung der A. coeliaca und der A. mesenterica superior ein Abstand besteht, der die Höhe eines ganzen Segments beträgt; zweitens: die A. coeliaca gehört dem 12. Intercostalsegment, die A. mesenterica superior dem 1. Lumbalsegment an; d. h. nach dem Princip der Mackay'schen Theorie: die A. coeliaca entsteht aus dem „visceral circle“ des 12. Intercostal = die A. mesenterica superior aus dem „visceral circle“ des 1. Lumbalsegments.

Die Arteria mesenterica inferior entspringt durchschnittlich in der Mitte zwischen der A. lumbalis III und der A. lumbalis IV; in zwei Fällen hat sie einen etwas höheren Ursprung (Fall I, VIII) wobei besonders Fall VIII vom Fötus in Betracht kommen dürfte, wo die Arterie genau in der Höhe der 3. Lendenarterie entsteht (siehe Fig. VIII). Indess rückt der Ursprung zuweilen weiter nach unten, bis dicht oberhalb der A. lumbalis IV (siehe Figg. II, VII). Deshalb ist es schwierig zu entscheiden, welchem Segment die Arterie zuzurechnen ist; aus mehreren Gründen, die sich noch ergeben werden, dürfte sie indess zum 3. Lumbalsegment gehören. (Siehe unten S. 700.)

Ich fand nun in mehreren Fällen kleine Aestchen, die direkt von der Aorta, genau von der Mitte ihrer Vorderseite entspringen und zu

[1]) Es ist aber nach den neuesten Mittheilungen Hochstetter's (Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems des Monotremen; Semon, Zoolog. Forschungen in Australien etc. Bd. II, S. 214 ff.) noch eine andere Deutung dieser von Meckel beschriebenen Varietät denkbar, dass nämlich eine ursprünglich selbstständige A. coeliaca sich frühzeitig mit der Wurzel der A. omphalo-mesenterica verbindet und dann später ihren Aortenursprung verliert, jene Anastomose aber zum Stamm der A. coeliaca ausbildet.

dem Bindegewebe der Nachbarschaft etc. verlaufen. Sie verhalten sich ihrem Ursprung nach durchaus wie die grossen Aeste zum Darmkanal.

In Fall Nr. VIII (siehe Fig. VIII) bei einem Fötus vom 6. bis 7. Monat entsteht in der Mitte der Vorderseite der Aorta, genau in der Höhe der A. lumbalis II der äusserst feine Ast 1, der nach kurzem Verlauf im subperitonealen Bindegewebe sich verliert. Ausserdem wird in der Höhe der A. lumbalis IV ebenfalls von der Mitte der Vorderseite der kleine Ast 2 entsendet, der sich nach vorn und abwärts begiebt. Es sind in diesem Falle 5 vordere, unpaare Aeste vorhanden, von denen jeder genau einem dorsalen Aestepaare entspricht: die A. coeliaca der A. intercostalis XII, die A. mesenterica superior der A. lumbalis I, Ast 1 der A. lumbalis II, die A. mesenterica inferior der A. lumbalis III, Ast 2 der A. lumbalis IV.

In Fall Nr. VI (von einem neugebornen Kind) geht oberhalb der A. lumbalis III der kleine Ast 2 (siehe Fig. VI, 2) direkt von der Aorta ab; er theilt sich sofort in zwei seitliche Zweige, die beide zu Lymphdrüsen (*L*) verlaufen. Ein zweiter vorderer Ast entspringt ziemlich unterhalb von der A. lumbalis IV, steigt vor der Bifurcation nach unten und endigt im Fett- und Bindegewebe (siehe Ast 5). In diesem Falle sind die Verhältnisse nicht so klar wie in Fall VIII, es finden sich ebenfalls 5 vordere Aeste: die A. coeliaca entsteht nahe unterhalb von der A. intercostalis XII, die A. mesenterica superior in gleicher Höhe wie die A. lumbalis I, Ast 2 nahe oberhalb A. lumbalis III, die A. mesenterica in der Mitte zwischen A. lumbalis III und A. lumbalis IV, Ast 5 unterhalb der A. lumbalis IV, genau dem Ursprung der A. sacralis media gegenüber.

Ferner fand ich in den meisten Fällen ein kleines Gefäss, welches ziemlich weit unten aus der Aorta ebenfalls von der Mitte der Vorderseite in der Höhe der A. lumbalis IV oder nahe unterhalb derselben entspringt (siehe Figg. I, III, IV, V, IX; hierzu gehört auch Ast 2 in Fig. VIII, und Ast. 5 in Fig. VI) (siehe oben). Er verläuft gewöhnlich direkt nach unten und verliert sich in Bindegewebe vor der Bifurcation. Häufig gehen zu beiden Seiten desselben kleine, seitliche Gefässe ab, entweder direkt aus der Aorta, oder sie entspringen in gemeinsamem Stamm mit demselben (Fig. I, IV, V, VI, IX). In Fall I vom Erwachsenen ist der betreffende Ast viel stärker ausgebildet, länger und dicker und entsteht genau in der Höhe der A. lumbalis IV (siehe Fig. I Ast 5). Er entspringt mit ziemlich dickem, aber sehr kurzem Stamm; dieser theilt sich sofort in 3 Aeste, einen medianen, einen rechten und einen linken. Der mediane ist die eigentliche Fortsetzung des Stammes; er verläuft ziemlich direkt nach unten und endigt im Ansatz des Mesosigmoïdeum. In seinem Anfangstheil giebt er einen ziemlich feinen Ast nach links ab, der vor (*) der A. mesenterica inferior verläuft. —

Dieses Gefässchen (siehe vorhergehenden Abschnitt) ist wohl identisch mit dem kleinen Ast, welcher von THEILE auch näher beschrieben wird und kurz vor der Theilung der Aorta abgeht (siehe oben Seite 691).

In welchem Verhältniss stehen nun diese kleinen Aestchen zu den drei Darmarterien?

Zunächst entspringen sie sämmtlich von der Mitte der Vorderseite der Aorta; ferner sind dieselben unpaar. Indess ist keines derselben bis zum Darmkanal zu verfolgen, überhaupt sind die meisten klein und kurz; nur im Fall I scheint eine Beziehung zum Darmkanal vorhanden zu sein, indem hier der ganze Ast besser entwickelt ist und sich bis in die Nähe des Mesosigmoïdeum präpariren lässt; ausserdem ist es auch von Bedeutung, dass ein Ast desselben vor der A. mesenterica inferior verläuft.

Es liegen also mehrere Gründe vor, welche eine Verwandtschaft dieser Aestchen mit den Darmarterien nicht verleugnen lassen und die Vermuthung erwecken, dass dieselben rudimentäre Darmarterien seien. Ferner ist in dieser Frage wichtig das Verhältniss zu der segmentalen Anlage. Hier kommt hauptsächlich Fall VIII in Betracht, wo in der Höhe jedes Segments ein vorderer Ast aus der Bauchaorta entspringt; drei derselben sind Darmarterien, die zwei anderen sind kleine Zweige zum Bindegewebe (siehe Fig. VIII; siehe oben Seite 699). Es ist äusserst wahrscheinlich, dass letztere den grossen Darmgefässen gleichzusetzen sind und dass ursprünglich 5 Darmarterien in segmentaler Anordnung aus der Aorta kamen, von denen sich späterhin nur 3 weiterentwickelt haben, zwei rudimentär geworden sind.

Was den kleinen Ast betrifft, der in der Höhe der A. lumbalis IV meistens aber etwas unterhalb derselben entspringt (siehe oben Seite 699), so ist seine Beurtheilung ziemlich schwierig. Nach der MACKAY'schen Theorie ist es wahrscheinlich, dass derselbe dem „visceral circle" des 4. Lumbalsegment entspricht. Doch ist diese Annahme durchaus unmöglich in den, allerdings selteneren Fällen, wo die A. mesenterica inferior tiefer wie gewöhnlich, dicht oberhalb der A. lumbalis IV ihren Ursprung nimmt. (Besondere Schwierigkeiten macht auch Fall VI, wo etwas oberhalb der A. lumbalis III der kleine Ast 2, in der Mitte zwischen der A. lumbalis III und der A. lumbalis IV die A. mesenterica inferior, ziemlich unterhalb A. lumbalis IV der betreffende Ast 5 abgeht.) In der Regel entspringt aber die untere Gekrösarterie höher, zuweilen sogar genau in der Höhe der 3. Lendenarterie (Fig. VIII), und im Allgemeinen dürfte die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass die A. mesenterica inferior dem 3. Lumbalsegment, der kleine Bindegewebsast dem 4. Lumbalsegment zuzurechnen ist.

Dass die Darmarterien ursprünglich in grösserer Zahl vorhanden sind, wird allgemein angenommen und ist in einigen Fällen auch be-

reits nachgewiesen worden (Hochstetter). Auf Grund unserer Befunde lässt sich nun die Annahme rechtfertigen, dass die Darmarterien ursprünglich segmental angelegt sind; dieses entspricht im Princip auch der Mackay'schen Theorie.

Das Hauptergebniss lässt sich kurz so zusammenfassen:

Die Darmarterien entspringen ursprünglich zu 5 von der Vorderfläche der Aorta abdominalis in regelmässigen Intervallen von je 1 Segment. Die A. coeliaca ist die Arterie des 12. Intercostal-, die A. mesenterica superior des 1. Lumbal-, die A. mesenterica inferior die Arterie des 3. Lumbalsegments. Die Arterie des 2. und 4. Lumbalsegments werden späterhin rudimentär. Die erstere ist nur noch beim Fötus zu finden (Fig. VIII, Ast 1); die letztere ist auch noch beim Kind und Erwachsenen als kleiner Ast zum Bindegewebe zu treffen.

Ausserdem haben wir anzunehmen, dass die primitiven Darmarterien paarweise vorhanden sind, wie dies aus den Untersuchungen von mehreren Autoren hervorgeht (siehe oben Seite 693). Wir hätten also statt 5 Darmarterien 5 Paare aufzuzählen. Die andere Frage ist nur die, wie aus den ursprünglich paarigen Gefässen, die späteren unpaaren Darmarterien entstehen? Die Frage ist kurz so zu stellen: verschmelzen die beiderseitigen Gefässe zu einem Stamme oder wird das Gefäss der einen Seite unterdrückt? Quain hält letzteres für wahrscheinlicher; hingegen haben die Untersuchungen Hochstetter's über die Entwicklung der A. omphalomesenterica (bei Katzenembryonen), der späteren A. mesenterica superior, ergeben, dass gewissermaassen hier eine Kombination beider Entwicklungsmodi vorliegt. (Hochstetter: Entwicklungsgeschichte des Gefässsystems.)

II. Seitliche Aeste (intermediate circle: Mackay).

Die seitlichen Aeste der Bauchaorta entspringen links und rechts von der Seitenwand, zuweilen etwas nach vorn: es sind die Aa. suprarenales, renales und spermaticae internae resp. ovaricae. Ausserdem stellen wir in die gleiche Kategorie die Zahl der kleinen Aeste, die seitlich von der Aorta zu Lymphdrüsen und zum Bindegewebe abgegeben werden. Die Aa. phrenicae haben in der Reihe der Aeste der Bauchaorta eine eigenthümliche Stellung inne und werden deshalb gesondert besprochen werden.

Die Verhältnisse sind bei den seitlichen Aesten nicht so klar, wie bei den vorderen Aesten, weder beim Erwachsenen noch beim Kind oder Fötus. Eine Metamerie ist nicht mehr zu entdecken, die symmetrische Anlage aber in den meisten Fällen nachzuweisen; so bei den

Aa. spermaticae, renales und suprarenales, welche im normalen Zustand paarig vorhanden sind und beiderseits in gleicher Höhe entspringen. Doch ist es nicht selten, dass beide Gefässe in verschiedener Höhe links und rechts abgegeben werden, sodass zuweilen eine beträchtliche Differenz des Ursprungs besteht. Besonders scheint die rechte Seite für solche Varietäten zu disponiren. Auch gehört hierher die Verdopplung eines Gefässes auf einer Seite.

Wir haben in den untersuchten Fällen jedes Mal den Ursprung eines jeden Gefässes genau bestimmt und uns hier hauptsächlich auf die Lumbal- und Intercostalarterien bezogen (siehe oben Seite 694).

Aa. suprarenales.

1. Die Aa. suprarenales superiores kommen
   a) am häufigsten aus der A. phrenica der betreffenden Seite (siehe Figg. III, VI, VII, VIII, IX).
   b) selten aus der Aorta in einem gemeinschaftlichen Stamm mit der A. suprarenalis media (Fig. IV) oder getrennt in der Höhe der A. lumbalis I (Fig. VII).
2. Die Aa. suprarenales mediae entspringen
   a) am häufigsten aus der Aorta
      α) jede für sich nahe unterhalb der A. lumbalis I (Fig. VIII), in der Höhe der A. lumbalis I (Fig. V), der A. intercostalis XII (Fig. V),
      β) in einem Stamm mit der A. suprarenalis superior in der Höhe der A. lumbalis I (Fig. IV rechts),
      γ) in einem Stamm mit der A. suprarenalis inferior in der Höhe der A. lumbalis I (siehe Fig. IV links),
   b) aus der A. renalis, seltener (Fig. IX) in einem Stamm mit der A. suprarenalis inferior (Fig. VII).
3. die Aa. suprarenales inferiores stammen
   a) aus der A. renalis rechts: Figg. IV, VI. IX, links: Figg. VI, IX, in einem Stamm mit A. suprarenalis media Fig. VII,
   b) aus der Aorta
      α) jede für sich in der Höhe der Art. lumbalis I (Fig. III), in der Mitte zwischen der A. lumbalis I und A. lumbalis II, dicht über derA. renalis (Fig. V),
      β) in einem Stamm mit der A. suprarenalis media in der Höhe der Art. lumbalis I (Fig. IV links).

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die oberen, mittleren und unteren Nebennierenarterien aus der Aorta entspringen können, und zwar die oberen und die mittleren in der Höhe der A. lumbalis I und die unteren in der Höhe der Art. lumbalis I oder tiefer, dicht oberhalb der A. lumbalis II. Als Norm ist (wie in den Lehrbüchern angegeben wird) anzusehen, dass die oberen Neben-

nierenarterien aus den Aa. phrenicae, die mittleren aus der Aorta, die unteren aus der A. renalis kommen.

Wenn die A. phrenica aus der A. renalis oder aus der Aorta dicht über der A. renalis abgeht, so werden in der Regel sämmtliche Nebennierenarterien von der A. phrenica abgegeben (Figg. III, VII, V.)

Man kann dies so erklären, dass die A. phrenica in diesen Fällen einen gemeinschaftlichen Ursprung mit der A. suprarenalis inferior hat, oder vielmehr die A. phrenica stellt einen vergrösserten Ast der Nebennierenarterie vor. Kleine Aeste der A. suprarenalis media zum Zwerchfell werden von Theile als regelmässiger Befund erwähnt. Der gemeinschaftliche Ursprung der A. suprarenalis und der A. phrenica aus der Aorta oder der renalis wird von mehreren Autoren angegeben. (Quain, Theile, Meckel). Auch eine A. spermatica aus der A. suprarenalis wird beschrieben.

Ausserdem beobachtete ich ziemlich häufig, dass die A. suprarenalis inferior, ob sie aus der Aorta oder der A. renalis entstammt, einen feinen, aber ziemlich langen Ast zur Nierenkapsel abgiebt (Art. adiposa) (siehe Ast *nk* rechts in Figg. IV, V, VI, VIII, links in Figg. IV, V, VI, VIII.)

Auch die A. phrenica giebt, wenn sie aus der A. renalis entspringt, einen Ast zur Nierenkapsel (Figg. III, VII). In Fall VII erreicht derselbe bedeutende Stärke und tritt in den oberen Nierenpol ein, so dass er als accessorische Nierenarterie imponirt.

Unter den Varietäten der Nierenarterien erwähnt Macalister eine accessorische A. renalis aus der A. suprarenalis. Vermuthlich handelt es sich hierbei ebenfalls um eine stärkere Ausbildung des kleinen Astes der A. suprarenalis zur Nierenkapsel.

Die Aa. renales entspringen gewöhnlich beiderseits in gleicher Höhe, seltener in verschiedener Höhe (siehe Fig. IV) von der Aorta in der Mitte zwischen der A. lumbalis I und der A. lumbalis II, durchschnittlich der A. lumbalis II näher.

Zu erwähnen ist das häufige Vorkommen von zwei oder drei Gefässen auf einer Seite, besonders der rechten. Dieselben entstehen entweder nahe bei einander oder weiter von einander entfernt; im ersteren Fall wird gewöhnlich die Erklärung gegeben (Theile, Sappey), dass ursprünglich ein einheitliches Nierengefäss von der Aorta abgegeben wurde, das sich bald nach seinem Ursprung theilte; später ist nun dieser Theilungswinkel centralwärts verschoben worden, so dass die früheren Aeste einer Nierenarterie zu selbstständigen Aesten der Aorta werden (siehe Figg. II, III, VI, IX). Während es sich hier also einfach nur um eine Verdopplung handelt, liegt in Fall IV eine wirkliche accessorische Nierenarterie vor, welche fast drei ganze Segment-

höhen tiefer entspringt, wie die gleichseitige Hauptarterie (siehe Fig. IV, *ra*).

Accessorische Aeste der Nierenarterie (ausser den Aa. suprarenales und den Aa. spermaticae internae) fand ich nur einmal. In Fall II entsendet die rechte Nierenarterie einen kräftigen Ast nach rechts, der längs dem oberen Nierenrand verlaufend bis in das Gekröse des Colon ascendens zu verfolgen ist. Aehnliche Aeste werden auch von Macalister beschrieben (siehe Fig. II, Ast zum Colon ascendens).

Die Aa. spermaticae internae resp. die Aa. ovaricae stammen: 1. aus der Aorta, 2. aus der A. renalis (einseitig rechts).

1. Ursprung aus der Aorta. Die Samenarterien entspringen zwischen den Nierenarterien und der unteren Gekrösarterie, entweder dicht unter der A. renalis in der Höhe der A. lumbalis II oder ein ganzes Segment tiefer in der Höhe der A. lumbalis III (Figg. I, IV, VIII; Figg. II, VII, IX).

Es existiren also zwei Möglichkeiten des Ursprungs, ein hoher und ein tiefer Ursprung. Dieses Verhältnis wird noch klarer gestellt, wenn die beiderseitigen Gefässe in verschiedener Höhe entsendet werden. Zuweilen ist die Differenz nicht bedeutend, diese Fälle kommen hier nicht in Betracht (Figg. VII, VIII, IX); in anderen beträgt sie gerade den Abstand zweier Lumbalarterienpaare (Figg. V, VI). Beidemale entsteht das rechte Gefäss tiefer, das linke in der Höhe der A. lumbalis II, das rechte in der Höhe der A. lumbalis III.

2. Der Ursprung aus der A. renalis ist seltener und findet sich nur rechts. Die Arterie entspringt in einiger Entfernung vom Ursprung der Nierenarterie (Figg. III, IV).

Unter den Varietäten der Aa. spermaticae wird von Theile der Fall angeführt, dass die beiderseitigen Samenpulsadern mittelst eines gemeinschaftlichen kurzen Stammes (von der Mitte der Vorderseite?) entspringen. Es ist diese Abweichung so zu erklären, dass der Ursprung der schon normaler Weise ziemlich nahe bei einander, etwas nach vorn entspringenden Gefässe noch weiter zusammenrückt und schliesslich verschmilzt. Eine ähnliche Deutung dürfte die analoge Varietät bei den Nierenarterien erfahren, wo beide Nierenarterien mit einem gemeinschaftlichen Stamm vom vorderen Umfang der Aorta kommen. (Portal'scher Fall: Anatomie médicale tome 3, Seite 290). Unter den übrigen in der Literatur verzeichneten Varietäten möchte ich noch den Ursprung der Samenarterien aus einer Lenden-, Hüft- und Beckenschlagader, ferner den Ursprung in einem gemeinschaftlichen Stamme mit einer mittleren Nebennierenarterie anführen.

Für die Aa. phrenicae ist es schwer zu entscheiden, oh sie zu den vorderen oder den seitlichen Aesten der Bauchaorta zu rechnen sind. Nach den einen Autoren entspringen dieselben am häufigsten aus

der A. coeliaca (Haller, Bichat, Meckel, Hyrtl). Von anderen Autoren werden sie wieder hauptsächlich als Aeste der Aorta verzeichnet; in Wahrheit ist wohl der Ursprung aus der A. coeliaca fast gerade so häufig als der Ursprung aus der Aorta (Sömmering, Theile, Sappey, Krause, Henle).

In den von mir untersuchten Fällen fand ich folgende Verhältnisse:

1. Ursprung aus der A. coeliaca. Beide Aa. phrenicae kommen getrennt aus der A. coeliaca (Fig. IV, IX).

2. Ursprung aus der Aorta. Beide Aa. phrenicae entspringen dicht nebeneinander, von der Vorderseite der Aorta, nahe über der A. coeliaca (Fig. VI).

3. Die beiderseitigen Gefässe kommen aus verschiedener Quelle: aus der A. coeliaca, Aorta, oder aus einer A. renalis (Figg. II, III, V, VII, VIII).

Dieses Verhältniss findet sich also in der grösseren Zahl der Fälle. Nach Meckel, Sappey indess ist es als ziemlich selten zu betrachten.

Ueber den Ursprung aus der Aorta ist noch beizufügen:

α) Die A. phrenica entsteht dicht über der A. coeliaca in der Mitte der Vorderseite (Figg. III, VI, VIII), seitlich (Fig. VII),

β) unterhalb der A. coeliaca, neben der A. mesenterica superior, nahe oberhalb der A. renalis (siehe Fig. V, rechts). Ueber den Ursprung aus der A. renalis (siehe oben Seite 703).

Welcher Kategorie von Aesten sind nun die Aa. phrenicae zuzuzählen? In allen Fällen, wo dieselben seitlich aus der Aorta dicht über der A. renalis oder aus ihr selbst entspringen, dürfen wir sie entschieden den seitlichen Aesten zurechen; wenn sie aber aus der A. coeliaca oder aus der Aorta von deren Vorderseite, dicht über der A. coeliaca, kommen, so erscheint es richtiger, dieselben zu den vorderen Aesten zu stellen. Eine sichere Entscheidung ist indess nicht möglich.

Die seitlichen kleinen Aeste der Aorta zu Bindegewebe, Lymphdrüsen etc.

Es ist unmöglich, eine einheitliche Darstellung dieser Aeste zu geben, da sie, je nach der Anordnung der Hauptäste variiren (siehe oben Seite 692). Nur wenige Aestchen lassen sich in jedem Fall wiederfinden. Wir werden im Folgenden einige Hauptpunkte besprechen und verweisen im Uebrigen auf die Figuren.

1. Ich fand häufig, dass vom Anfangstheil der A. mesenterica inferior oder dicht daneben von der Aorta selbst seitlich zwei sehr feine Gefässchen abgegeben werden, welche nach kurzem Verlauf im Bindegewebe oder in einer Lymphdrüse (Lendendrüse) endigen (siehe Figg. I, III, V, VI).

2. Interessante Beobachtungen machte ich ferner bei gewissen Varietäten der A. spermatica interna.

a) In Fall IV kommt die rechte A. spermatica interna aus der A. renalis, die linke aus der Aorta, nahe unterhalb der A. lumbalis II. Es entspringt nun, genau in gleicher Höhe wie die A. spermatica sinistra, von der rechten Seitenwand der Aorta ein feiner Ast (siehe Fig. IV, Ast 2), der im Bogen und in ziemlich langem Verlauf, parallel der A. spermatica dextra (aus der A. renalis) nach unten zieht und im Bindegewebe endigt.

In Fall III liegt das gleiche Verhältniss vor, wenn auch weniger deutlich; die rechte A. spermatica interna entspringt auch hier aus der A. renalis dextra, die linke aus der Aorta, und zwar zwischen der A. lumbalis II und der Art. lumbalis III. Auf der rechten Seite geht nun, und zwar etwas oberhalb von der A. spermatica sinistra der feine, aber lange Ast 1 ab.

In beiden Fällen ist die Ansicht zu rechtfertigen, dass die betreffenden Aeste als rudimentäre Aa. spermaticae zu beurtheilen sind. Zunächst fehlt die rechte A. spermatica ex Aorta, ferner entspringen die Aestchen gerade gegenüber den linksseitigen Samenpulsadern. Schliesslich sind sie verhältnissmässig lang und lassen sich bis in die Nähe der Samenarterien verfolgen.

b) Aehnliche Verhältnisse liegen vor, wenn beide Aa. spermaticae aus der Aorta, die eine aber ein Segment tiefer entspringen (siehe oben Seite 704).

Fall VI. Die A. spermatica sinistra entsteht nahe unterhalb der linken Nierenpulsader, etwas oberhalb der A. lumbalis II, die A. spermatica dextra dicht oberhalb der A. lumbalis III. Gegenüber der A. spermatica dextra entspringt links seitlich fast in gleicher Höhe, nur wenig tiefer, ein kleiner, sehr kurzer Ast (siehe Fig. VI, Ast 3), der zu einer Lymphdrüse geht. Die A. spermatica sinistra hat ihren Ursprung in gleicher Höhe wie die A. renalis dextra.

Fall V. Hier entspringt die A. ovarica dextra tiefer, in der Höhe der A. lumbalis III, die A. ovarica sinistra unterhalb der A. lumbalis II; der Abstand ist hier nicht so bedeutend wie in Fall VI. Der rechten Arterie entspricht auf der linken Seite ein dünnes Aestchen (siehe Ast 2 Fig. V), das etwas höher abgeht und einen ziemlich langen, der A. spermatica sinistra parallelen Verlauf hat; der linken entspricht der feine Ast 1, der in der Höhe der A. lumbalis II aus der Aorta kommt und ebenfalls ziemlich weit präparirt werden konnte.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Aestchen rudimentäre accessorische Aa. spermaticae internae resp. ovaricae darstellen. Die Vermuthung ist naheliegend, dass in vielen Fällen ursprünglich vier, jederseits zwei Arterien, zu den Geschlechtsdrüsen resp. Urniere verlaufen, von denen das eine Paar dem zweiten, das zweite Paar dem dritten Lumbalsegment angehört. Es ist nun die Möglichkeit vorhanden, dass sich sämmtliche 4 Arterien weiter entwickeln, so dass auf den beiden

Seiten die Samenarterien doppelt sind. Diese Varietät kommt in der That vor. (Theile.) Oder es entwickeln sich nur 2 Arterien, entweder je eine Arterie von jedem Paar (wie oben in Fall VI, V) oder ein ganzes Paar wird rudimentär, das andere allein entwickelt sich weiter.

Die letzte Kombination liegt vor in Fall II und Fall I.

Fall II. Die zwei Aa. spermaticae internae entspringen beiderseits gleich hoch in der Höhe der A. lumbalis III. Dicht unterhalb der Aa. renales gehen nun beiderseits kleine Aestchen zum Bindegewebe ab, genau an der Stelle des hohen Ursprungs der Samenarterien (siehe oben Seite 704). Wir behaupten, dass dieselben das obere rudimentäre Paar darstellen (siehe Fig. II 2. 2a.).

In Fall I entstehen die Aa. spermaticae nahe oberhalb von der A. lumbalis II, dicht unter den Aa. renales; in der Höhe der A. lumbalis III entspringt nur rechts ein ziemlich langes und dickes Gefässchen, welches nach unten zieht (siehe Ast 2), dicht über demselben der kleinere Ast 1. Auf der linken Seite finden sich zwei ähnliche Aeste (1a, 2a), nur ist der untere nicht so stark und so lang wie Ast 2, und der Zwischenraum zwischen beiden ist grösser. Wir betrachten Ast 2 als rudimentäre Samenarterie und Ast 1 als frei gewordenes seitliches Aestchen derselben. Das gleiche ist auf der linken Seite anzunehmen. In diesem Fall ist das untere Paar der Aa. spermaticae rudimentär.

3. Es fiel mir auf, dass oberhalb und unterhalb der A. lumbalis II in einigen Fällen jederseits 2 oder 3 Aestepaare dicht untereinander an der Seitenfläche der Aorta entstehen und zwar zu oberst eine A. suprarenalis inferior, sodann die A. renalis und die A. spermatica interna (Fig. I) oder die oberste Arterie ist ein Bindegewebsast (Fig. VI, links) oder fehlt ganz; dann finden sich auch an Stelle der Aa. spermaticae Bindegewebsäste (Fall II).

Die Klassifizirung der seitlichen Aeste der Bauchaorta vom Gesichtspunkte einer segmentalen Anordnung ist schwer durchzuführen. Nur für wenige Aeste lässt sich mit einer Sicherheit bestimmen, welchem Segment sie angehören. So z. B. ist die A. spermatica je nach ihrem Ursprung dem 2. oder 3. Lumbalsegment zuzurechnen. Die Aa. renales gehören zum 2. Lumbalsegment, da sie in der Mehrzahl der Fälle in der Höhe der A. lumbalis II oder nahe ober- oder unterhalb entspringen. In Fall IV besteht eine beträchtliche Ursprungsdifferenz und hier ist offenbar die linke Nierenarterie dem 1. Lumbalsegment, die rechte dem 2. Lumbalsegment zuzuzählen.

Nach Hochstetter ist es als wahrscheinlich anzusehen, dass ursprünglich eine Reihe „segmental angeordneter Aeste der Aorta lateralwärts zur Urniere verlaufen", die mit dem Untergang dieses Organs ebenfalls verschwinden. Von denselben sei auch die A. spermatica interna abzuleiten. Die Nieren sollen erst, wenn sie am Ort ihrer

definitiven Lagerung angelangt sind, einen Arterienast und zwar direkt von der Aorta zugetheilt bekommen. (Hochstetter.)

Vermuthlich entsteht auch die A. renalis aus einer der segmentalen Urnierenarterien (siehe oben).

Was die übrigen Aeste, die Aa. phrenicae, suprarenales und hauptsächlich viele der kleinen seitlichen Aestchen zum Bindegewebe etc. anbetrifft, so ist es durchaus unmöglich, dieselben nach einem metameren System zusammenzustellen.

III. Hintere Aeste der Bauchaorta.

Die Aa. lumbales entspringen zu vier Paaren aus der Hinterseite der Bauchaorta, nicht selten auf beiden Seiten in verschiedener Höhe. Die A. intercostalis XII gehört ebenfalls den Aesten der Aorta abdominalis an, indem sie am unteren Rand der 12. Rippe verläuft. Sie entspricht der A. lumbalis I bei Theile und anderen.

In der Literatur werden als accessorische Aeste der Arteriae lumbales genannt: die Aa. spermaticae (Theile), die Aa. renales (aus der 2. oder 3. Lumbalarterie: Macalister, Quain).

IV. Endäste der Bauchaorta.

1. Die A. sacralis media ist die Fortsetzung der Aorta. Dieselbe wurde von mir nicht weiter auf ihre Verzweigung untersucht.

Wir beschränken uns daher auf einige Angaben der Literatur. Die A. sacralis media giebt gewöhnlich paarweise mehrere kleine seitliche Aestchen ab; dieselben anastomosiren zuweilen mit den Aa. haemorrhoïdales mediae et inferiores (Krause); auch entsendet dieselbe häufig eine ziemlich kräftige A. lumbalis ima (= V), zuweilen entspringt aus derselben auch eine accessorische Nierenarterie. (Besonders bei tiefer Lage der Niere.) Eine interessante Varietät wird von Sömmering beschrieben: „Die mittlere Heiligbeinpulsader spaltet sich darauf bisweilen auf dem 4. Wirbel des Kreuzbeines und geht mit einem Aste zum Mastdarm, mit dem anderen nach unten. Der Mastdarmast ist bisweilen so gross, dass er die Stelle der mittleren Mastdarmarterie einer Seite vertritt und sich ausser dem Mastdarm auch an die Urinblase verbreitet.“ Eine A. haemorrhoïdalis aus der A. sacralis media wird auch von Dubreuil erwähnt (aus Henle).

Diese Arterie ist offenbar den grossen Eingeweide- und Darmgefässen der Bauchaorta an die Seite zu stellen; nach der Mackay-schen Theorie dürfte sie aus dem „visceral circle“ des 4. Sakralsegments entstanden sein.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die A. sacralis media in direkter Fortsetzung der Aorta abdominalis in metamerer Folge vordere Aeste ursprünglich zum Darmkanal entsendet, welche aber mit dem Rudimentärwerden der Schwanzwirbel und der Kaudalaorta rückgebildet werden; ihr Gefässgebiet wird alsdann von den Beckenarterien versorgt (A. haemorrhoïdalis media aus der A. iliaca interna oder aus einer A. sacralis lateralis, A. haemorrhoïdalis inferior aus der A. pudenda communis).

2. Die Aa. iliacae communes.

Die Aa. iliacae communes geben auf ihrer ganzen Strecke nur ganz kleine Aeste ab, zum Ureter, zum M. psoas. etc. Solche Aeste fand ich in drei Fällen:

In Fall I entspringt von der Vorderseite der A. iliaca communis dextra ein ziemlich kräftiger Ast und geht mit drei langen Zweigen zum Ureter (siehe Fig. I, *ur*, *U*.)

In Fall III kommt nahe bei der Bifurcation aus der linken A. iliaca communis ein Ast, der ungetheilt bis zum Harnleiter verläuft und sich erst hier in einem oberen und unteren, stark geschlängelten Ast verzweigt (siehe Fig. III, 5, *U*). Auf der rechten Seite geht von der A. iliaca communis dextra ungefähr in gleicher Höhe ein kleiner Ast (6) zu einem Nerven (der am vorliegenden Präparat nicht näher bestimmt werden konnte).

In Fall IV gehen von beiden gemeinschaftlichen Hüftbeinarterien Aeste zum Musculus psoas major.

Mackay sieht in den Aa. iliacae communes eine Vereinigung der visceralen und parietalen Kreise des unteren Endes der Aorta. Die visceralen Kreise werden dargestellt durch die mittleren und unteren Mastdarmarterien und die Blasenarterien; ausserdem seien fünf genau ausgeprägte Parietalkreise vorhanden: die Aa. iliaca externa, obturatoria, glutea, ischiadica, pubica.

Begründeter ist die Ansicht Hochstetter's; nach H. entsteht die A. iliaca communis in Zusammenhang mit der 4. Lendenarterie und ist ursprünglich nur die Arterie der hinteren Extremität (A. ischiadica). Im späteren Verlauf übernimmt sie aber den Verbreitungsbezirk der primitiven A. umbilicalis und erfährt hierdurch eine Erweiterung ihres Anfangsstückes und die Trennung von ihrem dorsalen Aste, der A. lumbalis IV. Diesen Entwicklungsgang hat H. beim Kaninchenembryo näher verfolgt: die ursprüngliche A. umbilicalis hat mit der A. iliaca nichts zu thun; sie entspringt von der ventralen Fläche der Aorta in der Gegend des hinteren Rumpfendes und verhält sich vollständig wie eine Darmarterie. „Bald jedoch erfolgt (Kaninchenembryo vom Ende des 11. Tages) von einer der segmentalen Arterien

im Gebiet der Anlage der hinteren Extremität, welche in diese mit Zweigen eintritt, aus die Entwicklung einer Gefässbahn, welche, in der Leibeswand verlaufend, mit der A. umbilicalis in Verbindung tritt, sich rasch erweitert und, indem es zur Obliteration des ursprünglichen Anfangsstückes der A. umbilicalis zwischen Aorta und vorderen Bauchwand kommt, nun der Allantoïs alles Blut zuführt. Nun erscheint die Arterie, welche in die Extremitätenanlage eindringt, nur mehr als ein Zweig der so gebildeten Arteria umbilicalis." (Hochstetter.)

Inwiefern die kleine Arterie, welche von der Mitte der Vorderseite der Bauchaorta, in der Höhe der A. lumbalis IV oder etwas unterhalb von derselben entspringt, mit der primitiven A. umbilicalis in Beziehung zu bringen ist, möchten wir dahin gestellt sein lassen (siehe oben Seite 699, 700).

Aorta thoracica.

Im Anschluss an die Aorta abdominalis wurden auch die Aeste der Aorta thoracica untersucht. Doch wurden hier keine besonderen Aestchen gefunden, auch konnte eine Metamerie nicht nachgewiesen werden.

Wie bei der Aorta abdominalis können wir auch bei der Aorta thoracica 1. Aeste zum Verdauungsschlauch und seinen Adnexen und 2. Aeste zur Leibeswand unterscheiden. Die ersteren sind die Aa. oesophageae und die Aa. bronchiales, die letzteren die Aa. intercostales; seitliche, den Aa. renales, spermaticae internae etc. entsprechende Aeste fehlen an der Brustaorta.

Aa. bronchiales.

Es sind meistens drei Aa. bronchiales vorhanden, von denen zwei die linke, eine die rechte Lunge versorgen; die obere linke und die rechte sind gewöhnlich zu einem Stamm vereinigt, wie dies von Haller als das normale Verhalten angegeben wird. In Fall II werden sämmtliche Arteriae bronchiales von einem Stamme abgegeben, der von der Vorderseite der Aorta, etwas nach rechts entspringt. — Wenn die linke obere und die rechte A. bronchialis isolirt entspringen, kommt die linke meist aus der Aorta, die rechte in der Regel aus der A. intercostalis aortica dextra prima (Theile).

Ferner ist hervorzuheben, dass die Bronchialarterien, welche beim Erwachsenen ziemlich kräftige Gefässe sind, beim Fötus sehr schwach entwickelt sind.

Erwähnen möchte ich noch folgende interessante Varietät, welche ich in Fall IV bei einem fünfmonatlichen Kinde fand.

Aus der Aorta thoracica kommen 2 Aa. bronchiales (siehe Figg. X, XI).

1. Art. bronchialis sinistra superior, entspringt in der Höhe der A. intercostalis IV von der Vorderseite der Aorta.

2. Art. bronchialis sinistra inferior entspringt in der Höhe der A. intercostalis VII. Beide Arterien versorgen nur die linke Lunge; die rechte Lunge erhält keine Gefässe direkt aus der Aorta. Es sind nun zwei accessorische Bronchialarterien vorhanden, eine rechte und eine linke.

1. Die A. bronchialis accessoria sinistra (*brsa*, siehe Figg. X, XI) entspringt vom 2. Hauptast, welcher von der Subclavia sinistra (*sus*) abgegeben wird (da derselbe abgeschnitten war, konnte er nicht näher bestimmt werden), wendet sich medianwärts und läuft eine Strecke lang dem Stamm der A. subclavia parallel, wendet sich dann im Bogen nach aussen, steigt vor der Art. subclavia, einen Ast zum Bindegewebe abgebend, nach abwärts, links von der Aorta. Etwas oberhalb von der Ebene, wo die oberste Intercostalarterie aus der Aorta abgeht, theilt sich die Arterie in zwei Aeste, einen kurzen linken (*l*) und einen langen rechten (*r*).

Der linke anastomosirt mit der A. bronchialis sinistra superior aus der Aorta; der rechte Ast geht vor der Aorta (*Ao*, *Aod*), dem Oesophagus (*oe*), den beiden Stammbronchien zum Hilus der rechten Lunge; er giebt Gefässe zum oberen und mittleren Lappen. Auf der Strecke, wo der rechte Ast auf den beiden Stammbronchien verläuft, anastomosirt er mit den Endästen der A. bronchialis accessoria dextra.

2. Die A. bronchialis accessoria dextra (siehe Fig. X *brad*) ist schwächer wie die linke Arterie, entspringt von einem stärkeren, nach vorn und unten gerichteten Ast der A. subclavia dextra (vermuthlich A. mammaria interna). Sie verläuft etwas geschlängelt direkt nach unten, vor der Trachea (*tr*), und theilt sich circa 2 cm oberhalb der Bifurcation in einen linken und rechten Endast, welche auf der Vorderseite der entsprechenden Stammbronchien weiter nach abwärts verlaufen. Sie münden beide in den rechten Endast (*r*) der A. bronchialis accessoria sinistra (*bras*).

Ein gleicher Fall wird in der Literatur, soweit ich dieselbe durchgesehen habe, nicht beschrieben. Besonders interessant ist dabei, dass die beiden accessorischen Bronchialarterien mit einander anastomosiren. — Accessorische Bronchialarterien werden mehrfach erwähnt, und zwar können dieselben aus der A. mammaria interna oder aus der A. subclavia (Sömmering) entspringen; von mehreren Autoren werden dieselben Aa. bronchiales anteriores (oder superiores) im Gegensatz zu den Aa. bronchiales posteriores aus der Aorta (oder inferiores) benannt und als zwar variirender, aber doch ziemlich häufiger Befund bezeichnet (Henle, Krause, Meckel, Quain, Gegenbaur, Joessel). Dieselben sind

gewöhnlich nur schwach entwickelt. Von Meckel wird auch hervorgehoben, dass zuweilen stärkere Verbindungsäste zwischen den oberen und unteren Luftröhrenastschlagadern bestehen (wie auch im obigen Fall). In seltenen Fällen kommen die Bronchialarterien anstatt von der Aorta descendens von der Unterseite des Aortenbogens. Die Aa. bronchiales aus der A. subclavia oder der A. mammaria interna oder auch aus der Aorta ascendens sind als Reste der ursprünglich symmetrischen Aeste der beiderseitigen aufsteigenden Aorten anzusehen. So geben bei den Amphibien die beiden Aortenbögen (vor deren Vereinigung) neben der Armpulsader zugleich Aeste zur Speiseröhre ab (Meckel).

Maugars berichtet über eine interessante Varietät der Bronchialarterie: eine Arteria bronchialis, welche dicht über der A. coeliaca von der Bauchaorta entspringt. Ein ähnlicher Fall wird von Heyfelder beschrieben. Bei den Reptilien ist dieses das normale Verhalten (Cuvier). (Aus Varietäten des Aortensystems bei Henle-Krause.)

Die Aa. oesophageae entspringen direkt von der Aorta, aus dem vorderen Umfange derselben, von den Aa. bronchiales oder von den Intercostalgefässen. Ihre Zahl schwankt nach Theile zwischen 5 und 7, ich fand in den untersuchten Fällen meistens nur 3—4 Speiseröhrenarterien.

Kleine Aeste der Aorta zum Bindegewebe etc. des Mittelfellraums (Aa. mediastinales posteriores) habe ich in keinem Falle gefunden.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Schwalbe für die Ueberlassung dieser Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen.

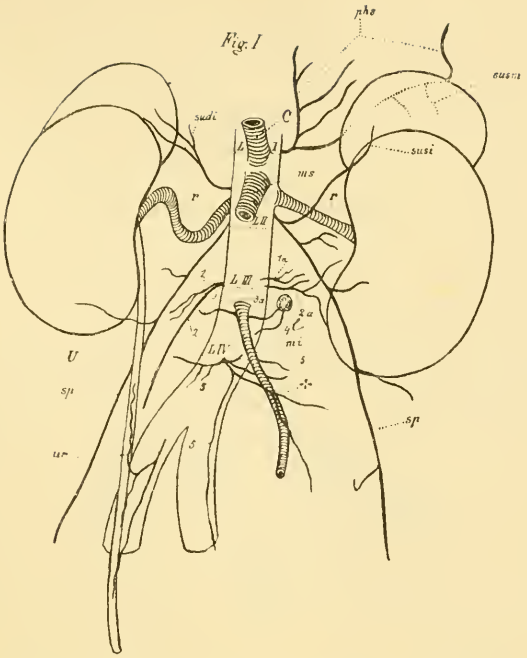
Die Figuren sind sämmtlich etwas schematisch gezeichnet, indes ist hauptsächlich auf den Abgang eines jeden Astes geachtet. Die

horizontalen Linien auf dem Stamm der Aorta bezeichnen die Ebene, in welcher an der Hinterfläche die Intercostal und Lumbalarterienpaare abgehen. So bedeutet *J XII*, *L I* oder *L II* (siehe nebenstehende Figur), dass in gleicher Ebene an der Hinterfläche der Aorta die Aa. intercostales XII, lumbales I, lumbales II abgehen etc.

Die Umgebung der Aorta, Nieren, Nebennieren, der Hiatus aorticus, Ureter, sind nur leicht skizzirt.

Zur besseren Uebersicht wurden die Figuren am Schluss der Arbeit zusammengestellt.

Figuren.



Figur I. 75jähriger Mann; Aorta abdominalis, Ansicht von vorne. $^1/_3$ natürlicher Grösse. Die horizontalen Striche auf dem Stamm der Aorta mit der Bezeichnung *L I*, *L II* etc. bezeichnen die Ebene, wo an der Hinterfläche das erste, zweite etc. Lumbalarterienpaar entspringen.

c = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
ph = A. phrenica.
sudi = A. suprarenalis dextra inferior.
susm = A. suprarenalis sinistra media.
susi = A. suprarenalis sinistra inferior.
r = A. renalis.
sp = A. spermatica interna.
U = Ureter.
ur = A. ureterica media ex. A. iliaca communi dextra.

Es sind folgende kleine Aeste zum Bindegewebe vorhanden, die direkt aus der Aorta entstehen:

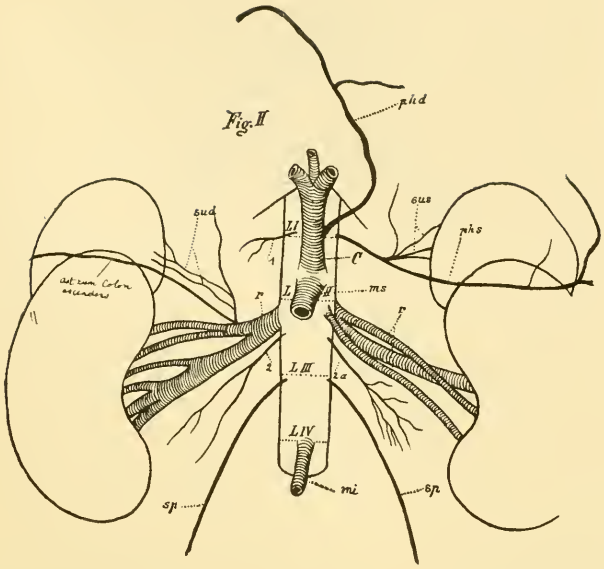
Ast 1 und Ast 1a entspringen beiderseits in gleicher Höhe, etwas oberhalb von der A. lumbalis III.

Ast 2 und Ast 2a dicht unter Ast 1 und Ast 1a; Ast 2 (rechts) ist länger, dicker; ist ziemlich weit zu verfolgen.

Ast 3 und Ast 3a entspringen vom Anfangstheile der A. mesenterica inferior. Ast 3a geht zu der Lymphdrüse (*l*).

Ast 4 entspringt von der Aorta, seitlich und unterhalb von der A. mesenterica inferior, und geht zur Lymphdrüse (*l*).

Ast 5 ist der bedeutendste Ast der Aorta zum Bindegewebe. Er entspringt von der Mitte der Vorderseite, genau in der Höhe der A. lumbalis IV, mit kurzem dickem Stamm, spaltet sich alsbald in einen linken, rechten und medianen Ast. Dieser, die eigentliche Fortsetzung des Stammes, giebt noch einen Ast nach links ab, der vor (*) der A. mesenterica inferior verläuft, und endigt im Ansatz des Mesosigmoïdeum.



Figur II. Aorta abdominalis vom Erwachsenen (Geschlecht und Alter unbekannt). Ansicht von vorn, $^1/_3$ natürliche Grösse. Die Aorta oberhalb der Bifurcation abgeschnitten.

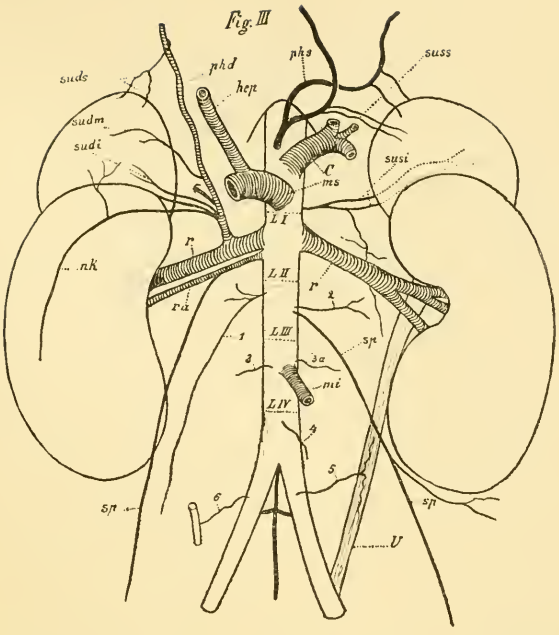
c = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A. phrenica sinistra.
sud = Aa. suprarenales dextrae.
sus = Aa. suprarenales sinistrae.
r = A. renalis.
sp = A. spermatica interna.

Die Aorta entsendet folgende Aeste zum Bindegewebe.

Ast 1 entspringt in der Höhe der Art. lumbalis I, in gleicher Höhe wie die A. phrenica sinistra von der rechten Seitenfläche der Aorta.

Ast 2 und Ast 2a entspringen beiderseits fast in gleicher Höhe, dicht unterhalb von den Aa. renales.

Der obere Ast der A. renalis dextra giebt, zugleich mit der A. suprarenalis dextra einen kräftigen, sehr langen Ast nach rechts ab, der am oberen Ende der Niere entlang verlaufend, bis in die Nähe des colon ascendens zieht. (Siehe Figur: Ast zum Colon ascendens.)



Figur III. 14 Monate altes, männliches Kind. Aorta abdominalis, Ansicht von vorn. $^2/_3$ natürliche Grösse.

c	= A. coeliaca.	*suds*	= Aa. suprarenales dextrae sup.
ms	= A. mesenterica superior.	*sudm*	= Aa. suprarenales dextrae med.
mi	= A. mesenterica inferior.	*sudi*	= Aa. suprarenales dextrae inf.
hep	= A. hepatica.	*suss*	= Aa. suprarenales sinistrae super.
phd	= A. phrenica dextra.	*susi*	= Aa. suprarenales sinistrae infer.
phs	= A. phrenica sinistra.	*r*	= A. renalis.
sp	= A. spermatica interna.	*ra*	= A. renalis accessoria.
U	= Ureter.	*nk*	= Ast zur Nierenkapsel.

Die A. hepatica stammt aus der A. mesenterica superior.

Man sieht folgende kleine Aeste der Aorta zum Bindegewebe verlaufen:

Vordere Aeste:

Ast 4 entspringt von der Vorderseite der Aorta, in der Mitte, unterhalb der A. lumbalis IV, nahe über der Bifurcation.

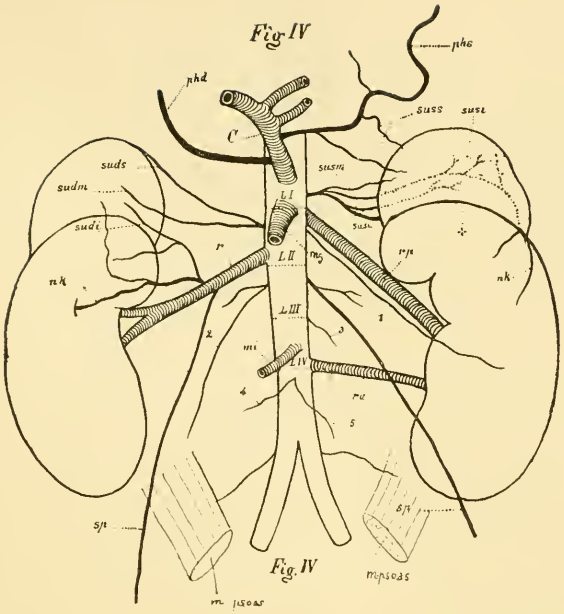
Seitliche Aeste:

Ast 1 entspringt von der rechten Seitenfläche der Aorta, unterhalb der A. lumbalis II, etwas höher wie die A. spermatica sinistra.

Ast 2 entspringt dicht über der A. spermatica sinistra, von der linken Seitenwand der Aorta.

Ast 3 und Ast 3a entspringen zu beiden Seiten der A. mesenterica inferior.

Die A. iliaca communis sinistra giebt einen Ast zum Ureter ab. (5), die A. iliaca communis dentra einen kleinen Ast zu einem Nerv. (Ast *6*.)



Figur. IV. 5monatliches, männliches Kind. Aorta abdominales, von vorn. $^2/_3$ natürliche Grösse.

c = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A: phrenica sinistra.
r = A. renalis.
ra = A. renalis accessoria.
rp = A. renalis principalis.
sp = A. spermatica interna.
nk = Ast zum oberen Nierenpol (zur Nierenkapsel).

suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudm = Aa. suprarenales dextrae mediae.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susm = Aa. suprarenales sinistrae mediae.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

Die A. renalis accessoria (*ra*) entspringt in der Höhe der A. lumbalis IV und zieht zum unteren Ende des Nierenhilus.

Folgende kleine Aeste zum Bindegewebe sind vorhanden:

Vordere Aeste.

Ast 5 entspringt von der Vorderseite der Aorta, nahe unterhalb von der A. lumbalis IV.

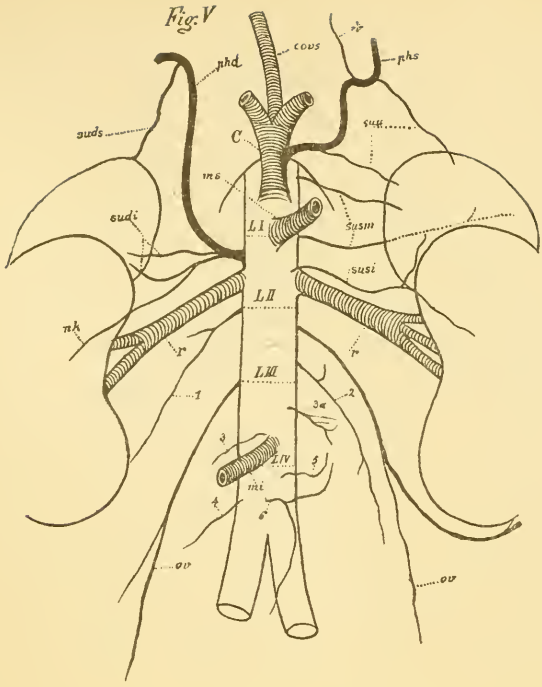
Seitliche Aeste.

Ast 1 entspringt dicht unter der A. renalis sinistra von der linken Seitenwand der Aorta.

Ast 2 entspringt nahe unterhalb der A. lumbalis II. genau der A. spermatica sinistra gegenüber.

Ast 3 ein kleines Aestchen entspringt seitlich, in der Höhe der A. lumbalis III.

Ast 4 entspringt dicht neben Ast 5, etwas rechts seitlich, nahe unterhalb der A. lumbalis IV.



Figur V. Neugeborenes weibliches Kind; Aorta abdominalis, von vorn, $^4/_3$ natürliche Grösse.

C = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
phd = A. phrenica dentra.
phs = A. phrenica sinistra.
r = A. renalis.
ov = A. ovarica.
nk = Ast zur Nierenkapsel.
covs = Art. coronaria ventriculi sinistra.
suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susm = Aa. suprarenales sinistrae mediae.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

Die A. coronaria ventriculi sinistra entsendet in diesem Falle einen Ramus hepaticus. Derselbe bildet die eigentliche Fortsetzung des Stammes, während die Magenkranzarterien als seitliche Aeste von diesem abgehen.

Folgende Aeste werden von der Aorta abgegeben zum Bindegewebe:

Vordere Aeste.

Ast 6 entspringt von der Mitte der Vorderseite; verläuft im Bogen nach unten, giebt einen Ast nach links.

Seitliche Aeste.

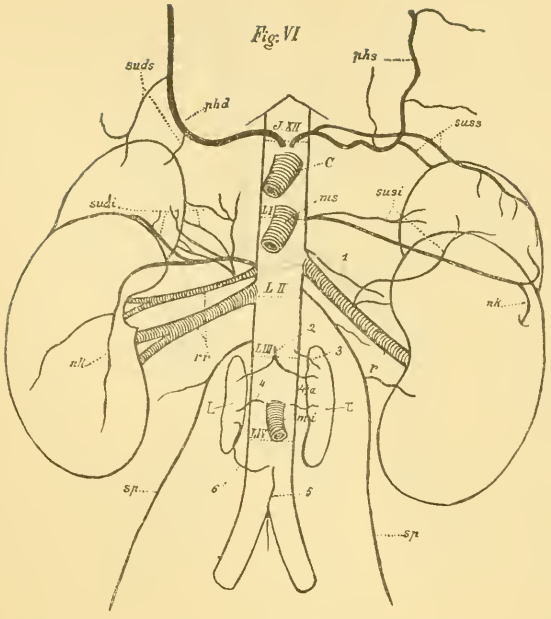
Ast 1 entspringt genau in der Höhe der A. lumbalis II, gegenüber der A. ovarica sinistra.

Ast 2 entspringt oberhalb von der A. lumbalis III, etwas höher wie die A. ovarica dextra.

Ast 3 und 3a entspringen links und rechts zu beiden Seiten der A. mesenterica inferior; Ast 3a etwas höher.

Ast 4 entspringt rechts seitlich, unterhalb der A. lumbalis IV, in gleicher Höhe wie Ast 6.

Ast 5 entspringt links seitlich, nahe unterhalb von der A. lumbalis IV.



Figur VI. Neugeborenes, männliches Kind, Aorta abdominalis, Ansicht von $^4/_3$ natürliche Grösse.

C = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A. phrenica sinistra.
r = A. renalis.
sp = A. spermatica interna.
nk = Ast zum oberen Nierenpol.
L = Lymphdrüse.
suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

Folgende kleine Aeste werden von der Aorta abgegeben:

Vordere Aeste.

Ast 2 entspringt von der Mitte der Vorderseite, etwas oberhalb der A. lumbalis III, theilt sich in zwei Aeste, die zu Lymphdrüsen ziehen (*L*).

Ast 5 entspringt von der Mitte der Vorderseite, unterhalb der A. lumbalis IV, geht direkt nach unten.

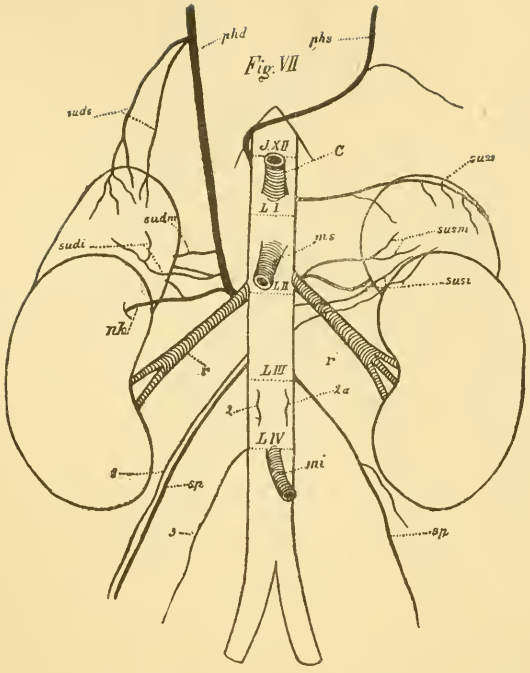
Seitliche Aeste.

Ast 1 links seitlich, dicht über der A. renalis sinistra.

Ast 3 seitlich von Ast 2, gegenüber der A. spermatica dextra; geht zur Lymphdrüse *L*.

Ast 4 und 4a entspringen zu beiden Seiten der A. mesenterica inferior, gehen zu Lymphdrüsen (*L*).

Ast 6 entspringt nahe bei Ast 5, geht ebenfalls zu der gleichen (rechten) Lymphdrüse.



Figur VII, todtgeborenes männliches Kind, Aorta abdominalis, von vorn, $^4/_3$ natürliche Grösse.

C = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A. phrenica sinistra.
r = A. renalis.
sp = A. spermatica interna.
nk = Ast zum oberen Nierenpol.
suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudm = Aa. suprarenales dextrae mediae.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susm = Aa. suprarenales sinistrae mediae.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

Folgende kleine Aeste entspringen direkt aus der Aorta und gehen zum Bindegewebe:

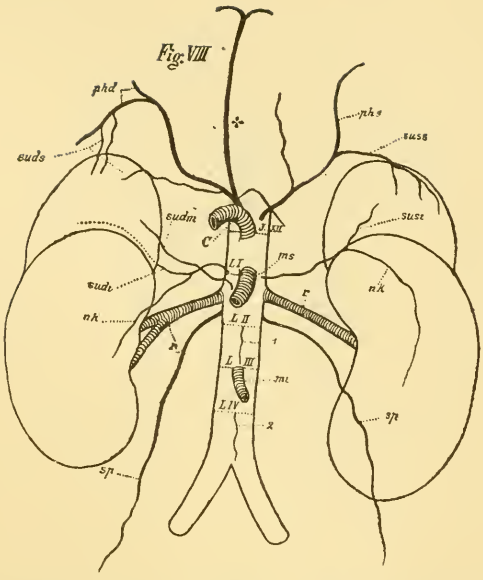
Seitliche Aeste.

Ast 1 entspringt dicht über der A. spermatica dextra von der rechten Seitenwand der Aorta, ist sehr dünn, ziemlich lang, verläuft parallel der A. spermatica dextra.

Ast 2 und Ast 2a entspringen in der Höhe der A. lumbalis III von der Seitenwand, indessen etwas nach vorn.

Ast 3 entspringt von der rechten Seitenwand in gleicher Höhe wie die A. mesenterica inferior.

Ferner ist noch als auffallend zu bezeichnen, dass die linke Zwerchfellarterie *phs*) von der rechten Seitenwand der Aorta entspringt.



Figur VIII. Fötus vom 6.—7. Monat. Männlich (Maasse: Scheitel-Hacke 28,5 cm, Scheitel-Steiss 20,0 cm) Aorta abdominales von vorn; $^1/_3$ natürliche Grösse.

C = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
r = A. renalis.
sp = A. spermatica interna.
nk = Ast zur Nierenkapsel.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A. phrenica sinistra.
suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudm = Aa. suprarenales dextrae mediae.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

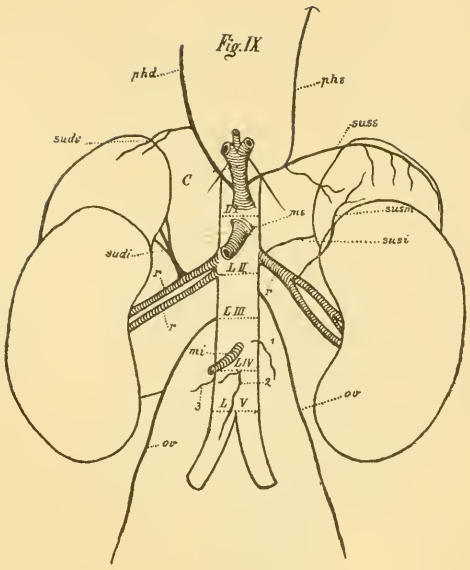
Dieser Fall ist durch die besonders ausgeprägte Metamerie der vorderen Aeste ausgezeichnet.

Die A. phrenica dextra entsendet einen kräftigen Ast zur Mitte und hauptsächlich zur linken Hälfte des Zwerchfells (*).

Folgende zwei kleine Aestchen zum Bindegewebe entspringen direkt von der Aorta.

Ast 1 entspringt in der Mitte der Vorderseite genau in der Höhe der A. lumbalis II.

Ast 2 entspringt in der Mitte der Vorderseite, genau in der Höhe der A. lumbalis IV.



Figur IX. Fötus vom 6.—7. Monat, weiblich. (Maasse: Scheitel-Hacke: = 31,0 cm, Scheitel-Steiss = 19,5 cm) Aorta abdominalis, von vorn. $^4/_3$ natürliche Grösse.

C = A. coeliaca.
ms = A. mesenterica superior.
mi = A. mesenterica inferior.
r = A. renalis.
ov = A. ovarica.
phd = A. phrenica dextra.
phs = A. phrenica sinistra.
suds = Aa. suprarenales dextrae superiores.
sudi = Aa. suprarenales dextrae inferiores.
suss = Aa. suprarenales sinistrae superiores.
susm = Aa. suprarenales sinistrae mediae.
susi = Aa. suprarenales sinistrae inferiores.

Auf der rechten Seite sind zwei Aa. renales vorhanden, die gleiches Kaliber haben und dicht beieinander entspringen; die obere entsendet die A. suprarenalis dextra inferior.

Die Aorta entsendet folgende Aeste zum Bindegewebe:

Vordere Aeste.

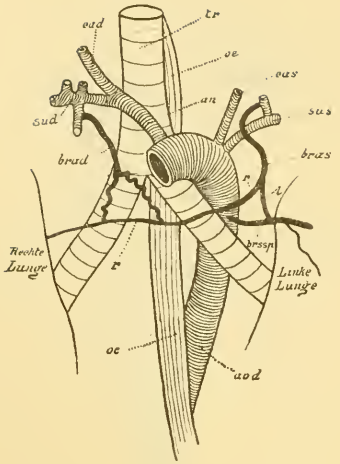
Ast 2 entspringt von der vorderen Mitte der Aorta, genau in der Höhe der A. lumbalis IV.

Seitliche Aeste.

Ast 1 entspringt von der linken Seitenfläche der Aorta, in der Mitte zwischen der A. lumbalis III und IV.

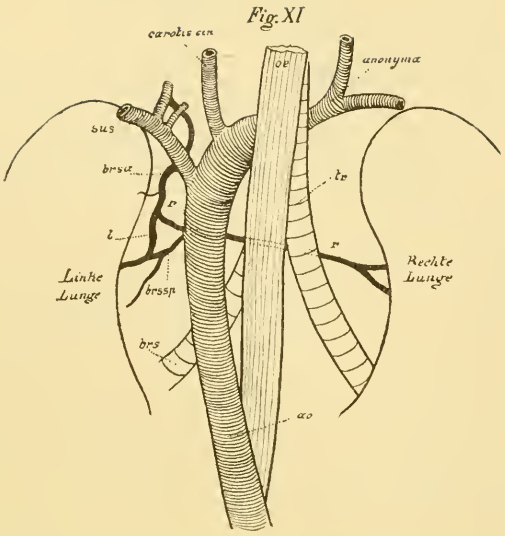
Ast 3 entspringt rechts, seitlich von Ast 2.

Fig. X.



Figur X. Arteriae bronchiales accessoriae. 5monatliches Kind, männlich (gleicher Fall wie in Figur IV) Aorta thoracica, von vorn.

tr = Trachea.
oe = Oesophagus.
aod = Aorta descendens.
cad = A. carotis dextra.
cas = A. carotis sinistra.
sud = A. subclavia dextra.
sus = A. subclavia sinistra.
an = A. anonyma.
brssp = A. bronchialis sinistra superior aus der Aorta.
brad = A. bronchiales accessoria dextra.
bras = A. bronchialis accessoria sinistra.
r = rechter, *l* = linker } Endast der A. bronchialis accessoria sinistra.



Figur XI. Art. bronchialis accessoria sinistra. Gleicher Fall wie Figur X. Ansicht von hinten. Die Aorta ascendens ist etwas nach oben und links verschoben, vom linken Stammbronchus abgehoben, um den rechten Endast (*r*) der A. bronchialis accessoria sinistra (*brsa*) besser sichtbar zu machen.

Ao = Aorta descendens.
oe = Oesophagus.
tr = Trachea.
sus = A. subclavia sinistra.
brssp = A. bronchialis sinistra superior aus der Aorta.
brsa = A. bronchialis accessoria sinistra.
r = rechter, *l* = linker } Endast der A. bronchialis accessoria sinistra.

Verzeichniss der benutzten Literatur.

1. Haller, Alb.: Icones anatomicae, 1756.
2. Sömmering: Vom Bau des menschlichen Körpers. Frankfurt a. M. 1791.
3. Sömmering-Theile: Lehre von den Muskeln und Gefässen des menschlichen Körpers. Leipzig 1841.
4. Lauth: Neues Handbuch der praktischen Anatomie. Wien 1836.
5. Meckel: Handbuch der menschlichen Anatomie.
6. Henle: Handbuch der Gefässlehre des Menschen. Braunschweig 1876.
7. Krause: Handbach der menschlichen Anatomie. Hannover 1879.
8. Luschka: Die Anatomie des Menschen.
9. Joessel: Lehrbuch der topographisch-chirurgischen Anatomie. Bonn 1884.
10. Gegenbaur: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1892.
11. Sappey: Traité d'anatomie descriptive. Paris 1879.
12. Quain: Elements of Anatomy, tenth edition. London 1892.
13. Tiedemann, Friedr. Tabulae arteriarum corporis humani. Carlsruhae. 1822.
14. Macalister: Multiple renal arteries. Journal of Anatomy XVII.
15. Thompson, A. Multiple renal arteries. Journal of Anatomy XXV.
16. Hochstetter: Entwicklungsgeschichte des Gefässsystems. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. I. 1891.
17. Derselbe: Ueber die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmaasse des Menschen. Morph. Jahrbuch. Bd. XVI.
18. Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefässsystems des Monotremen. Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel II. S. 191 ff. 1896.
19. Mackay, Jule: On the arterial system of vertebrates. Memoirs and memoranda in Anatomy. Vol. I.

Varanus griseus.

Rückenhaut (+)

Fig. 1a Schatten

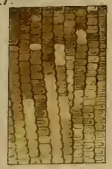


Fig. 1b Sonne

Fig. 2. Epidermis ($\frac{8}{1}$)

Rückenhaut ($\frac{48}{1}$)

Fig. 5a Schatten

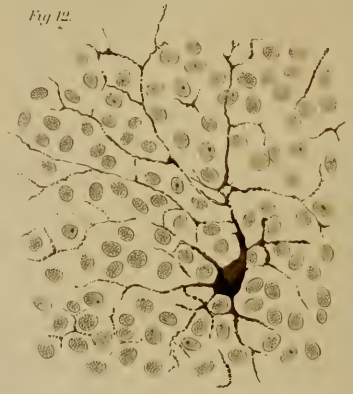
Fig. 5b Sonne

Cutis ($\frac{48}{1}$)

Fig. 3.

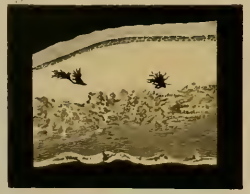
Uromastix acanthinurus
Epidermis ($\frac{800}{1}$)

Fig. 12.



Rückenhaut ($\frac{48}{1}$)

Fig. 4.



Uromastix acanthinurus.

Rückenhaut ♂ (+)

Fig. 6a Schatten

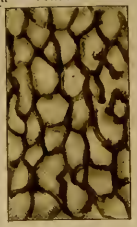


Fig. 6b Sonne

Epidermis ♂ ($\frac{8}{1}$)

Fig. 7.

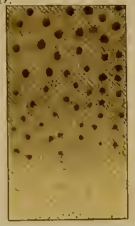
Epidermis ♀ ($\frac{8}{1}$)

Fig. 9.

Rückenhaut ♀ (+)

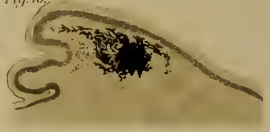
Fig. 8a Schatten

Fig. 8b Sonne



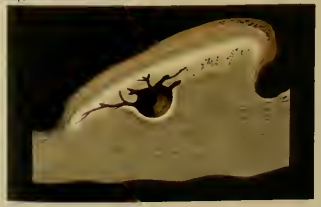
Rückenhaut ♂ ($\frac{48}{1}$)

Fig. 10.



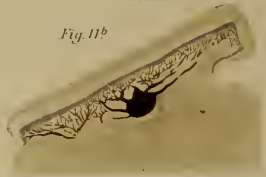
Rückenhaut ♀ ($\frac{48}{1}$)

Fig. 11a Sonne



Schatten

Fig. 11b



Agame inermis.

Rückenhaut (+)

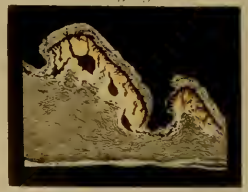
Fig. 13a Sonne

Fig. 13b Schatten

Fig. 14. Cutis (Rücken) (♂)

Fig. 19. Kehlhaut (♂)

Fig. 20. Kehlhaut ♂ (♂) Erregung



Rückenhaut (♂)

Fig. 15a Sonne

Fig. 15b Schatten

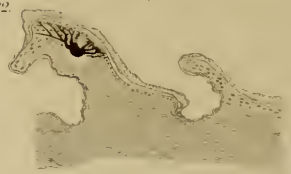
Kehlhaut ♂ (♂)

Fig. 21a Ruhe

Fig. 21b Erregung

Kehlhaut ♀ (♂)

Fig. 22.

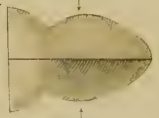


Rückenhaut (♂)

Fig. 16.

Kehle ♂ (+)

Fig. 17. Ruhe



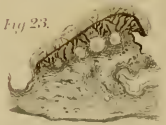
Erregung

Kehle ♀ (+)

Fig. 18.

Kehlhaut ♂ (♂) Erregung

Fig. 23.



Kehlhaut ♂ (♂♀) Erregung

Fig. 24.

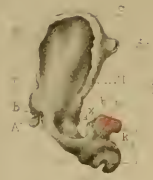


Fig. 1. 48mm

Fig. 5. 96mm

Fig. 6. 142mm

Fig. 2. 48mm

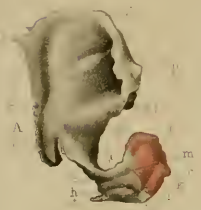


Fig. 3. 57mm

Fig. 4. 57mm

Fig. 7

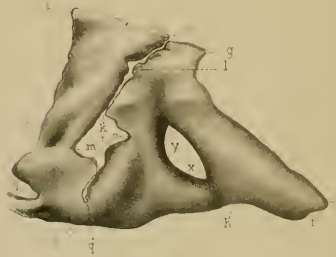


Fig. 5'. 96mm

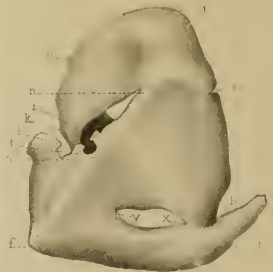


Fig. 6'. 142mm

Fig. 4'. 57mm

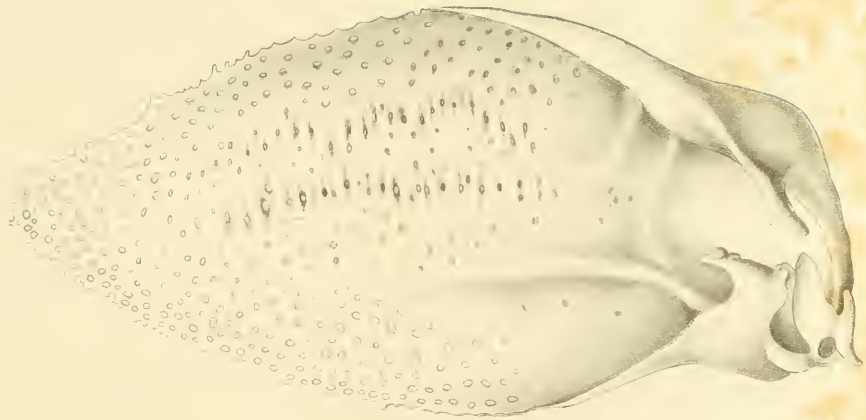


Fig. 8. Macropus rufus.

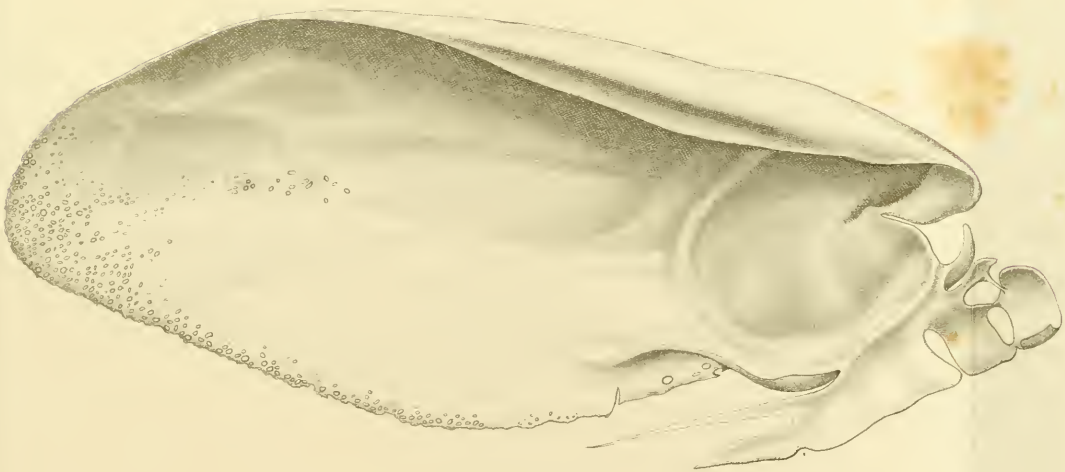


Fig. 9. Lepus cuniculus.

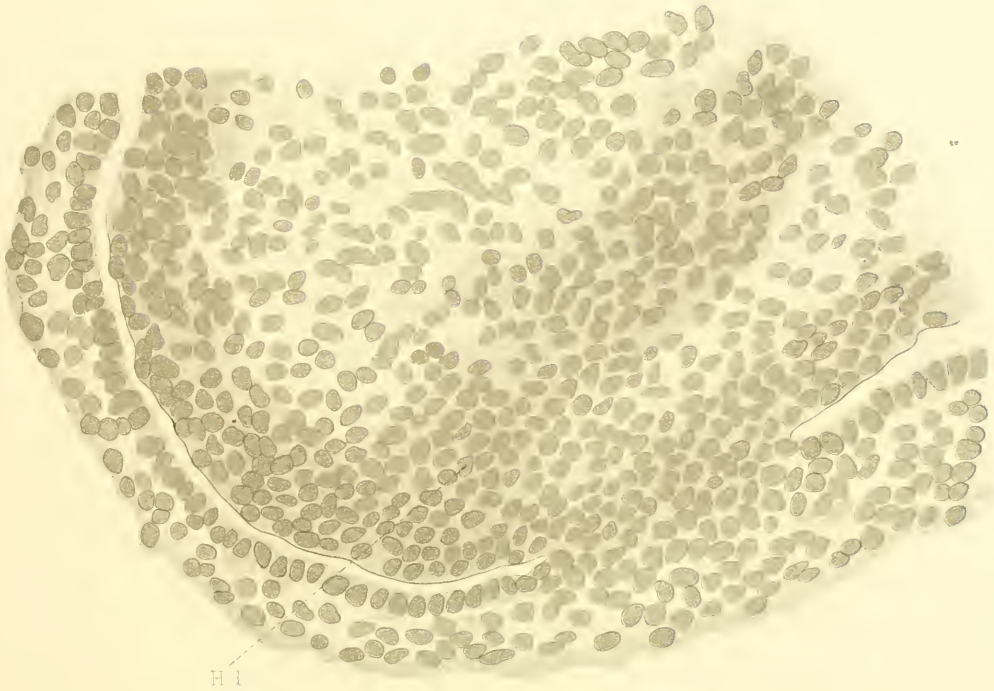


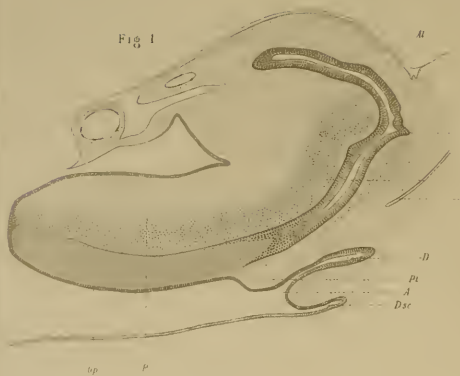
Fig. II. Homo. 38 mm. $\frac{1}{410}$.

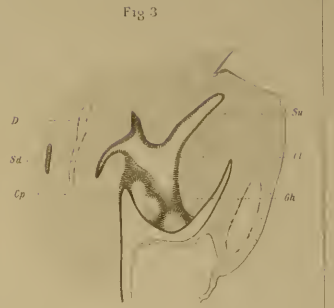
Fig. 10. Homo 58 mm. 1/100.

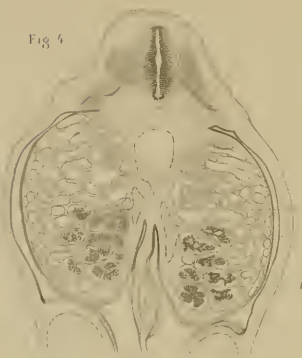
E. Kretz del.

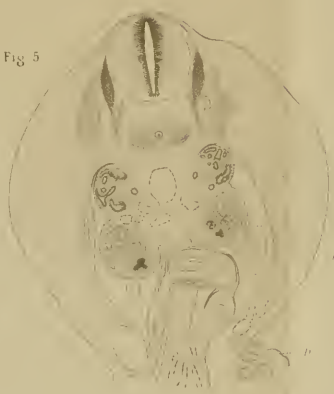
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lithographie v. F. Adrian, Jena.









Verl. v. Gustav Fischer

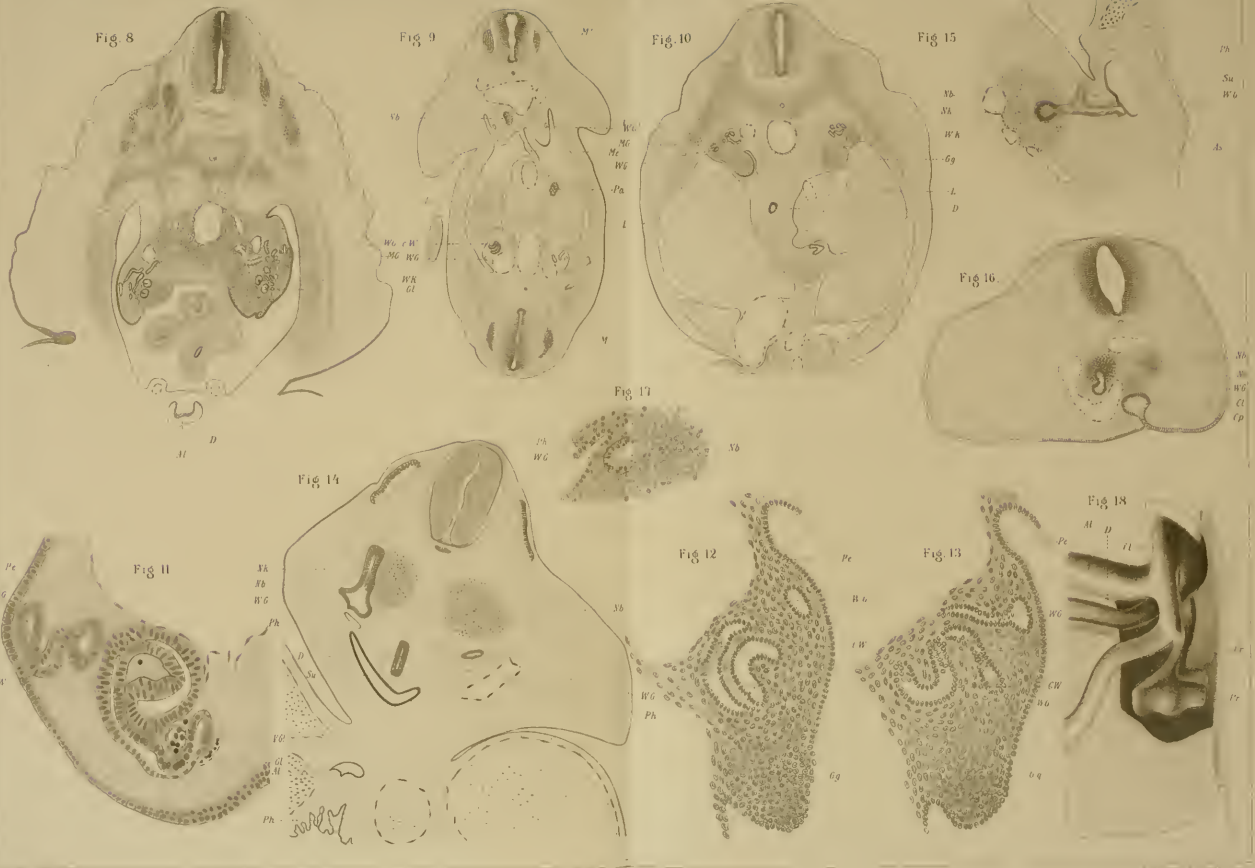


Fig 8
Fig 9
Fig 10
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 14
Fig 11
Fig 12
Fig 13
Fig 18

C. O. Whitman
Univ... Chicago.
Chicago, Illinois.

Morphologische Arbeiten.

Herausgegeben

von

Dr. Gustav Schwalbe,
Professor der Anatomie und Director des anatomischen Instituts
an der Universität zu Strassburg i. Els.

SIEBENTER BAND.

Erstes Heft.

Inhalt: **Mehnert,** Die Kainogenese. — **Schmidt,** Ueber normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. — **Heidenhain,** Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältniss zum Spannungsgesetz. — **Heidenhain,** Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen, sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen.

Mit 5 Tafeln und 45 Figuren im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

Vom nächsten Jahre an werden erscheinen:

Jahresberichte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

In Verbindung mit zahlreichen Mitarbeitern herausgegeben von **Dr. G. Schwalbe,** o. Professor der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Strassburg i. E.

Die früher von Herrn Prof. Schwalbe in Verbindung mit Herrn Prof. Hermann herausgegebenen „Jahresberichte der Anatomie und Physiologie" haben mit dem XX. Bande (Literatur 1891) aufgehört zu erscheinen. Indessen trat das Bedürfniss nach einem möglichst vollständigen Jahresberichte über die morphologischen Wissenschaften immer mehr hervor, und in den 4 Jahren seit dem Aufhören obiger Jahresberichte ist Herrn Prof. Schwalbe immer wieder das Ersuchen ausgesprochen worden, er möge die Jahresberichte von neuem erscheinen lassen. Derselbe hat sich nunmehr entschlossen, dem so dringend kundgegebenen Wunsche Rechnung zu tragen, und so sollen die „Jahresberichte der Anatomie und Entwickelungsgeschichte" von nun an wieder regelmässig herausgegeben werden.

Der Band, welcher die Literatur des Jahres 1896 umfassen wird, soll im Herbst 1897 zur Ausgabe gelangen. Um aber dem Literaturbedürfnisse für die ausgefallenen Jahre 1892—95 zu genügen, soll als erster Band der neuen Folge der Jahresberichte ein, diese Jahre umfassendes Literaturverzeichniss in der Anordnung der bisherigen Jahresberichte, aber nach den einzelnen Jahren geordnet, baldmöglichst herausgegeben werden; dieser Band befindet sich bereits in Vorbereitung.

Die Anordnung der „Neuen Folge" der Jahresberichte wird im wesentlichen diejenige der früheren Jahrgänge sein. Die Herren Referenten werden auf dem Titel des Bandes und am Kopfe der von ihnen bearbeiteten Abschnitte namhaft gemacht werden.

Die „Neue Folge" des alten Unternehmens ist eine direkte Fortsetzung des in zwanzig Bänden erschienenen früheren Werkes, belebt und verjüngt durch die freundliche Mitwirkung vieler neuer Kräfte, getragen vom Geiste der Wissenschaftlichkeit und Unparteilichkeit.

Alle Autoren auf dem Gebiete der morphologischen Wissenschaften werden gebeten, Exemplare ihrer Originalarbeiten stets sofort nach dem Erscheinen an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. G. Schwalbe, Strassburg, Artilleriewallstrasse 2, gelangen zu lassen.

Nachdem die Verhandlungen mit den Herren Mitarbeitern für die einzelnen Kapitel der neuen „Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwickelungsgeschichte" nunmehr zum Abschluss gelangt sind, ist der Stoff in folgender Weise an die Herren Referenten vertheilt worden:

I. Allgemeine Anatomie.

I. Lehrbücher u. Allgemeines, II. Technik, Dr. Boehm in München. III. Zelle und Zelltheilung, Dr. Hans Rabl in Wien; Botanische Literatur der Zelle, Prof. Dr. E. Zacharias in Hamburg. IV. Blut u. Lymphe; Blutbildung, Dr. Albrecht in Halle. V. Epithel, VI. Bindegewebe, VII. Knorpelgewebe, VIII. Knochengewebe, Verknöcherung, Prof. Dr. Schaffer in Wien. IX. Muskelgewebe, X. Nervengewebe, Prof. Dr. Schiefferdecker in Bonn; Nervenendigungen, Allgemeines, Prof. Dr. W. Krause Berlin. XI. Blutgefässe, XII. Lymphgefässe, Lymphdrüsen, Prof. Dr. Hoyer in Krakau.

II. Specielle Anatomie u. Entwickelungsgeschichte d. Menschen u. d. Wirbelthiere.

I. Lehrbücher, Atlanten, II. Technik, Methoden, III. Allgemeines, Topographie, Prof. Dr. Pfitzner in Strassburg. IV. Skeletsystem: A. Kopfskelet, Dr. Gaupp in Freiburg; B. Wirbelsäure, Thorax, Dr. Thilenius in Strassburg; C. Extremitäten, Dr. Mollier in München; Paläontologisches, Dr. Thilenius in Strassburg. V. Muskelsystem, Prof. Dr. v. Bardeleben in Jena. VI. Gefässsystem: A. Blutgefässe, Herz, Pericardium, Arterien, Venen, Prof. Dr. Eisler in Halle; B. Lymphgefässe, C. Milz, Prof. Dr. Hoyer in Krakau. VII. Darmsystem; A. Darmkanal, Prof. Dr. Oppel in München; B. Zähne, Prof. Dr. Kükenthal in Jena; C. Drüsen im Allgemeinen, Drüsennerven, Speicheldrüsen, Prof. Stöhr in Zürich; D. Pancreas. Dr. Benno Schmidt in Strassburg; E. Coelom, Peritoneum, Pleurae; F. Thyreoidea, Thymus; G. Respirationsorgane, Prof. Dr. Holl in Graz. VIII. Urogenitalsystem; A. Allgemeines, Harnorgane; B. Nebennieren; C. Männliche Geschlechtsorgane incl. Spermatogenese, Dr. Eggeling in Zürich; D. Weibliche Geschlechtsorgane, Dr. Ziegenhagen in Berlin; E. Entwickelungsgeschichte des Urogenitalsystems, Prof. Dr. Felix in Zürich. IX. Nervensystem: A. Gehirn und Rückenmark: Makroskopische Anatomie, Prof. Dr. Ziehen in Jena; Mikroskopische Anatomie, Faserung, Prof. Dr. Obersteiner in Wien; B. Cerebrospinalnerven; C. Sympathicus, Prof. Dr. Sander in Königsberg. X. Integument (Haut, Haare, Federn, Nägel, Drüsen der Haut, Mammarorgane, Tastorgane), Prof. Dr. Keibel in Freiburg. XI. Sinnesorgane: A. Allgemeines, Geruch, Geschmack, Prof. Dr. W. Krause in

Fortsetzung auf Seite 3.

Berlin; B. Sehorgan, Prof. Dr. H. Virchow in Berlin; C. Gehörorgan, Prof. Dr. Zuckerkandl in Wien. XII. Physische Anthropologie, Prof. Dr. E. Schmidt in Leipzig.

III. **Allgemeine Entwickelungsgeschichte.**

I. Fortpflanzung im Allgemeinen; II. Vorentwickelung: A. Spermatogenese s. Männliche Geschlechtsorgane; B. Eireifung und Befruchtung, Prof. Fick in Leipzig. III. Heredität, Variabilität, Bastardirung, allgemeine Descendenzlehre, Dr. Mehnert in Strassburg. IV. Regeneration und Involution, Dr. Thilenius in Strassburg. V. Entwickelungsmechanik, VI. Missbildungen, Prof. Dr. Enders in Halle.

IV. **Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere.**

I. Lehrbücher, II. Allgemeine und specielle Phylogenie der Wirbelthiere, III. Amphioxus, IV. Cyclostomen, V. Selachier, VI. Teleostier, VII. Ganoiden, VIII. Dipneusten, IX. Amphibien, X. Reptilien, XI. Vögel, XII. Säugethiere, Dr. Kopsch in Berlin und Dr. Mehnert in Strassburg. XIII. Mensch, XIV. Eihäute, Placentation, Prof. Dr. Graf Spee in Kiel. XV. Zusammenfassendes über allgemeine Entwickelung der Wirbelthiere, Dr. Kopsch in Berlin.

Register, Dr. Bauer in Strassburg. Referent für skandinavische Literatur Prof. Dr. Fürst in Lund, für italienische Literatur Prof. Dr. Romiti in Pisa. Referenten für russische und polnische Literatur Proff. DDr. Hoyer in Warschau und Krakau. Referent für ungarische Literatur Dr. Telesnicky in Budapest. Event. vorbehalten Referenten für spanische, italienische, amerikanische Literatur.

Beard, **John,** D. Sc., University Lecturer in comparative Embryology and in Vertebrate Zoology in Edinburgh. **On certain Problems of Vertebrate Embryology.** 1896. Preis: 2 Mark.

Golgi, **Camillo,** Professor der allgemeinen Pathologie und Histologie an der Königl. Universität Pavia. **Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems.** Aus dem Italienischen übersetzt von Dr. R. Teuscher in Jena. Mit einem Atlas von 30 Tafeln und 2 Figuren im Text. 1893. Preis: 50 Mark.

Groos, **Karl,** Dr., Professor an der Universität in Giessen. **Die Spiele der Thiere.** 1896. Preis: 6 Mark.

Handbuch der Anatomie des Menschen **in acht Bänden.**

In Verbindung mit weil. Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock, Prof. Dr. J. Disse in Marburg, Prof. Dr. Eberth in Halle, Prof. Dr. Eisler in Halle, Prof. Dr. Fick in Leipzig, Prosektor Dr. M. Heidenhain in Würzburg, Prof. Dr. F. Hochstetter in Innsbruck, Prof. Dr. M. Holl in Graz, Prof. Dr. Kuhnt in Königsberg, Privatdozent Dr. Mehnert in Strassburg, Prof. Dr. F. Merkel in Göttingen, Professor Dr. Nagel in Berlin, Prof. Dr. Pfitzner in Strassburg, Prof. Dr. Puschmann in Wien, Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg, Prof. Dr. Siebenmann in Basel, Prof. Dr. F. Graf Spee in Kiel, Prof. Dr. C. Toldt in Wien, Prof. Dr. Zander in Königsberg, Prof. Dr. Ziehen in Jena, Prof. Dr. Zuckerkandl in Wien herausgegeben von Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in Jena.

Lieferung 1: **Skeletlehre.** Abteilung I. **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax.** Von Professor Dr. **J. Disse** in Marburg. Mit 69 Abbildungen (Originalholzschnitten) im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis: 4 Mark.

Lieferung 2: **Harn- und Geschlechtsorgane.** Abteilung I. **Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Von Dr. **W. Nagel,** Professor an der Universität in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5,50 Mark, Einzelpreis: 7 Mark.

Soeben erschien:

Lieferung 3: **Skeletlehre.** Abteilung I. **Kopf.** Von Prof. Dr. Graf **Spee** in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten im Text. 1896. Preis für Abnehmer des ganzes Werkes 9 Mark, Einzelpreis 11 Mark 50 Pf.

Heymons, Dr. **Richard,** Privatdozent u. Assistent am Zoologischen Institut der Königl. Universität in Berlin. **Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet.** Mit 12 lithographischen Tafeln und 33 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 30 Mark.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Zoologische Jahrbücher,

herausgegeben von Prof. Dr. **J. W. Spengel** in Giessen. **Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.**

Neunter Band. Erstes Heft. Mit 16 Tafeln und 36 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 24 Mark.

Inhalt: Will, Ludwig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. — Zernecke, Ernst, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. — Plate, Ludwig H., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. — Fuhrmann, Otto, Die Tänien der Amphibien.

Zweites Heft. Mit 13 Tafeln u. 4 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 17 Mark.

Inhalt: Cohn, Ludw., Ueber Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. — Wilder, Harris H., The Amphibian larynx. — Beard, John, The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida.

Drittes Heft. Mit 13 Tafeln. 1896. Preis: 15 Mark.

Inhalt: Rosenstadt, B., Untersuchungen über die Organisation und postembryonale Entwicklung von Lucifer reynaudii M.-Edw. — Stafford, Joseph, Anatomical structure of Aspidogaster conchicola. — Freidenfeldt, T., Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen. 1. Ueber das Nervensystem des Mantels von Mactra elliptica Brown. — Coe, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von Distomum hepaticum.

Viertes Heft. Mit 7 Tafeln u. 42 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 12 Mk. 50 Pf.

Inhalt: Schneider, Karl Camillo, Mittheilungen über Siphonophoren. II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren. — Markert, F., Die Flossenstacheln von Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntniss der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier.

Nagel,

Dr. **Wilibald**, Privatdocent der Physiologie an der Universität Freiburg i. Br., **Der Lichtsinn augenloser Thiere.** Eine biologische Studie. 1896. Preis: Mk. 2,40.

Oppel,

Dr. **Albert**, Prof. a. d. Universität Freiburg i. Br., **Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Erster Teil. Der Magen.** Mit 5 lithogr. Tafeln und 375 Abbildungen. 1896. Preis: 14 Mark.

Inhalt: Einleitung. Bauplan des Wirbelthiermagens. Der Magensaft. Fische. Amphibien. Reptilien. Vögel. Säuger. Thiertabelle. Literaturverzeichniss. Register.

——— **Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe** zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren. 1891. Preis: 7 Mark.

Retzius,

Prof. Dr. **Gustav**, **Biologische Untersuchungen.** Neue Folge. **VII. Band.** Mit 15 Tafeln. Preis: 24 Mark.

Inhalt: 1. Ueber ein dem Saccus vasculosus entsprechendes Gebilde am Gehirn des Menschen und anderer Säugethiere. Tafel I. 2. Zur Kenntniss des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Tafel II. u. III. 3. Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Tafel IV—VI. 4. Ueber die Hypophysis von Myxine. Tafel VII, Fig. 1 u. 2. 5. Ueber den Bau des sog. Parietalauges von Ammocoetes. Tafel VII, Fig. 3—5. 6. Ueber das hintere Ende des Rückenmarkes bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Tafel VIII u. IX. 7. Ueber den Bau des Rückenmarkes der Selachier. Tafel X—XII. 8. Ueber einige normal durch Ankylose verschwindende Kapselgelenke zwischen den Bogen der Sacralwirbel. Tafel XIII. 9. Ueber Molluscum contagiosum. Tafel XIV. 10. Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Tafel XV.

Um den Käufern dieses Bandes die Anschaffung der vorhergehenden Bände zu erleichtern, ist der Preis derselben auf 120 Mark ermässigt worden.

Zimmermann,

Dr. A., Professor an der Universität Berlin, **Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns.** Eine kritische Literaturstudie. Mit 84 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 5 Mark.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

Morphologische Arbeiten.

Herausgegeben

von

Dr. Gustav Schwalbe,
Professor der Anatomie und Director des anatomischen Instituts
an der Universität zu Strassburg i/Els.

SIEBENTER BAND.

Zweites Heft.

Inhalt: **Heidenhain,** Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. — **Dauen,** Ueber eine rudimentäre Drüse beim weiblichen Triton. — **Bartholdy,** Die Arterien der Nerven. — **Pfitzner,** Ein Fall von Verdoppelung des Zeigefingers. — **Pfitzner,** Ein Beitrag zur Kenntniss der secundären Geschlechtsunterschiede beim Menschen.

Mit 11 Tafeln und 44 Figuren im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

Beard, John, D. Sc., University Lecturer in comparative Embryology and Vertebrate Zoology in Edinburgh. **On certain Problems of Vertebrate Embryologie.** 1896. Preis: 2 Mark.

Handbuch der Anatomie des Menschen in acht Bänden.

In Verbindung mit weil. Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock, Prof. Dr. J. Disse in Marburg, Prof. Dr. Eberth in Halle, Prof. Dr. Eisler in Halle, Prof. Dr. Fick in Leipzig, Prosektor Dr. M. Heidenhain in Würzburg, Prof. Dr. F. Hochstetter in Innsbruck, Prof. Dr. M. Holl in Graz, Prof. Dr. Kuhnt in Königsberg, Privatdozent Dr. Mehnert in Strassburg, Prof. Dr. F. Merkel in Göttingen, Professor Dr. Nagel in Berlin, Prof. Dr. Pfitzner in Strassburg, Prof. Dr. Puschmann in Wien, Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg, Prof. Dr. Siebenmann in Basel, Prof. Dr. F. Graf Spee in Kiel, Prof. Dr. C. Toldt in Wien, Prof. Dr. Zander in Königsberg, Prof. Dr. Ziehen in Jena, Prof. Dr. Zuckerkandl in Wien, herausgegeben von Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in Jena.

Lieferung 1: **Skeletlehre.** Abteilung I. **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax.** Von Professor Dr. **J. Disse** in Marburg. Mit 69 Abbildungen (Originalholzschnitten) im Text. 1896. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis: 4 Mark.

Lieferung 2: **Harn- und Geschlechtsorgane.** Abteilung I. **Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Von Dr. **W. Nagel,** Professor an der Universität in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. 1896. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5,50 Mark, Einzelpreis: 7 Mark.

Lieferung 3: **Skeletlehre.** Abteilung II. **Kopf.** Von Prof. Dr. F. Graf **Spee** in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten im Text. 1896. Preis für Abnehmer des ganzes Werkes 9 Mark, Einzelpreis 11 Mark 50 Pf.

Zoologische Jahrbücher, herausgegeben von Prof. Dr. **J. W. Spengel** in Giessen. **Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.**

Neunter Band. Erstes Heft. Mit 16 Tafeln und 36 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 24 Mark.

Inhalt: Will, Ludwig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. — Zeruccke, Ernst, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. — Plate, Ludwig H., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. — Fuhrmann, Otto, Die Tänien der Amphibien.

Zweites Heft. Mit 13 Tafeln u. 4 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 17 Mark.

Inhalt: Cohn, Ludw., Ueber Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis. — Wilder, Harris H., The Amphibian larynx. — Beard, John, The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida.

Drittes Heft. Mit 13 Tafeln. 1896. Preis: 15 Mark.

Inhalt: Rosenstadt, B., Untersuchungen über die Organisation und postembryonale Entwicklung von Lucifer reynaudii M.-Edw. — Stafford, Joseph, Anatomical structure of Aspidogaster conchicola. — Freidenfeldt, T., Untersuchungen zur Neurologie der Acephalen. I. Ueber das Nervensystem des Mantels von Mactra elliptica Brown. — Coe, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von Distomum hepaticum.

Viertes Heft. Mit 7 Tafeln u. 42 Abbildungen im Text. 1896. Preis: 12 Mk. 50 Pf.

Inhalt: Schneider, Karl Camillo, Mittheilungen über Siphonophoren. II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren. — Markert, F., Die Flossenstacheln von Acanthias. Ein Beitrag zur Kenntniss der Hartsubstanzgebilde der Elasmobranchier.

Zehnter Band. Erstes Heft. Mit 12 Tafeln und 24 Abbildungen im Text. 1897. Preis: 16 Mark.

Inhalt: Montgomery, Thos. H., On the Connective Tissues and Body Cavities of the Nemerteans, with Notes on Classification. — Sabussow, Hippolyt, Turbellarien-Studien. I. Ueber den Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Stenostoma leucops O. Schm. — Kathariner, Ludwig, Ueber Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. — Milani, A., Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge. II. Theil.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Soeben erschien:

Mehnert, Dr. **Ernst,** Privatdozent an der Universität Strassburg i. E., **Kainogenesis** als Ausdruck **differenter phylogenetischer Energien.** Mit 21 Textabbildungen und 3 Tafeln. Sonder-Abdruck aus den „Morphologischen Arbeiten", herausgegeben von Dr. Gustav Schwalbe. 1897. Preis: 10 Mark.

Oppel, Dr. **Albert,** Prof. a. d. Universität Freiburg i. Br., **Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Erster Teil. Der Magen.** Mit 5 lithogr. Tafeln und 375 Abbildungen. 1896. Preis: 14 Mark.

Inhalt: **Einleitung.** — **Bauplan des Wirbeltiermagens:** Das Magenepithel. Die Magendrüsen. Der Magensaft. Tunica propria der Mucosa. Submucosa. Muscularis mucosae. Muscularis. Pylorusmuskulatur. Nerven. — **Fische:** Magendrüsen. Oberflächenepithel. Physiologisches. Muskelschichten. Muscularis mucosae. Lymphgewebe. Amphioxus lanceolatus. Cyclostomen. Selachii. Ganoiden. Teleostier. Dipnoer. — **Amphibien:** Grenzen des Magens. Epithel. Magendrüsen. Fundusdrüsenzone. Pylorusdrüsen. Muskulatur. Muscularis mucosae. Urodelen. Anuren. **Reptilien:** Saurier. Ophidier. Chelonier. Krokodile. — **Vögel:** Drüsenmagen. Muskelmagen. Hornschicht des Muskelmagens. Drüsen des Muskelmagens. Intermediäre Zone. Pförtnermagen. Ratitae. Natatores. Grallatores. Gallinacei, Rasores. Columbinae. Scansores. Passeres. Raptatores. — **Säuger:** Eintheilung des Säugermagens. Epithel. Epithel des Hauptmagens (Drüsenmagens). Epithel des Schlundtheils des Magens. Die Magendrüsen. Fundusdrüsen (Haupt- und Belegzellen). Vorkommen von Belegzellen im Drüsenausgang. Vorkommen von Hauptzellen im Drüsenhals Exzentrische Lage der Belegzellen. Feinerer Bau der Beleg- und Hauptzelle. Mehrkernige Belegzellen. Länge der Fundusdrüsen. Bildung der Haupt- und Belegzellen, Umwandlung der beiden Zellarten ineinander. Ergebnisse der Untersuchung der Magendrüsen nach der Golgi'schen Silbermethode. Cardiadrüsenregion. Pylorusdrüsen. Intermediäre Zone. Nussbaum'sche und Stöhr'sche Zellen. — Magendrüsen der Säugetiere. Physiologischer Theil. Säure des Magensaftes. Pepsin. Neuere physiologisch-mikroskopische Untersuchungen über die Bildung des Magensaftes; a) Fundusdrüsenregion, b) Pylorusdrüsenregion. Entwickelung der Magendrüsen. Schlauchmembran der Labdrüsen (Membrana propria) Eberle's Häutchen. Submucosa. Blutgefässe. Bindegewebe, Lymphgewebe, Lymphfollikel der Mucosa und Submucosa. Muskelschichten. Nerven. Monotremata (Kloakenthiere). Marsupialia (Beutelthiere). Edentaten. Cetacea (Walfische). Denitceten. Mysticeten. Perissodactyla. Artiodactyla. Bunodonta. Ruminantia (Wiederkäuer), Selenodonta. Sirenen (Seekühe). Proboscidea. Lamnungia. Rodentia, Glires (Nagethiere). Carnivora, Ferae (Raubthiere). Pinnipedia. Insectivora. Chiroptera (Fledermäuse). Prosimiae. Primates. Mensch. — **Thiertabelle:** a) In systematischer Reihenfolge, b) In alphabetischer Reihenfolge. — **Litteraturverzeichniss.** — **Register.**

—— **Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe** zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren. 1891. Preis: 7 Mark.

Retzius, Prof. Dr. Gustaf, **Biologische Untersuchungen.** Neue Folge. **VII. Band.** Mit 15 Tafeln. Preis: 24 Mark.

Inhalt: 1. Ueber ein dem Saccus vasculosus entsprechendes Gebilde am Gehirn des Menschen und anderer Säugethiere. Tafel I. 2. Zur Kenntniss des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Tafel II. u. III. 3. Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Tafel IV—VI. 4. Ueber die Hypophysis von Myxine. Tafel VII, Fig. 1 u. 2. 5. Ueber den Bau des sog. Parietalauges von Ammocoetes. Tafel VII, Fig. 3—5. 6. Ueber das hintere Ende des Rückenmarkes bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Tafel VIII u. IX. 7. Ueber den Bau des Rückenmarkes der Selachier. Tafel X—XII. 8. Ueber einige normal durch Ankylose verschwindende Kapselgelenke zwischen den Bogen der Sacralwirbel. Tafel XIII. 9. Ueber Molluscum contagiosum. Tafel XIV. 10. Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Tafel XV.

Um den Käufern dieses Bandes die Anschaffung der vorhergehenden Bände zu erleichtern, ist der Preis derselben auf 120 Mark ermässigt worden.

Soeben erschien:

Retzius, Dr. **Gustaf,** Professor in Stockholm. **Das Menschenhirn.** Studien in der makroskopischen Morphologie. Mit einem Atlas von 96 Tafeln in Lichtdruck und Lithographie. 1897. Preis: 100 Mark.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Vom Jahre 1897 an werden erscheinen:

Jahresberichte
für
Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

In Verbindung mit zahlreichen Mitarbeitern
herausgegeben von

Dr. G. Schwalbe,

o. Professor der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Strassburg i. E.

Die früher von Herrn Prof. Schwalbe in Verbindung mit Herrn Prof. Hermann herausgegebenen „Jahresberichte der Anatomie und Physiologie“ haben mit dem XX. Bande (Litteratur 1891) aufgehört zu erscheinen. Indessen trat das Bedürfniss nach einem möglichst vollständigen Jahresberichte über die morphologischen Wissenschaften immer mehr hervor, und in den 4 Jahren seit dem Aufhören obiger Jahresberichte ist Herrn Prof. Schwalbe immer wieder das Ersuchen ausgesprochen worden, er möge die Jahresberichte von neuem erscheinen lassen. Derselbe hat sich nunmehr entschlossen, dem so dringend kundgegebenen Wunsche Rechnung zu tragen, und so sollen die „Jahresberichte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ von nun an wieder regelmässig herausgegeben werden.

Der Band, welcher die Litteratur des Jahres 1896 umfassen wird, soll im Herbst 1897 zur Ausgabe gelangen. Um aber dem Litteraturbedürfnisse für die ausgefallenen Jahre 1892—95 zu genügen, soll als erster Band der neuen Folge der Jahresberichte ein, diese Jahre umfassendes, Litteraturverzeichniss in der Anordnung der bisherigen Jahresberichte, aber nach den einzelnen Jahren geordnet, baldmöglichst herausgegeben werden; dieser Band wird bereits Anfang April erscheinen.

Die Anordnung der „Neuen Folge“ der Jahresberichte wird im wesentlichen diejenige der früheren Jahrgänge sein. Die Herren Referenten werden auf dem Titel des Bandes und am Kopfe der von ihnen bearbeiteten Abschnitte namhaft gemacht werden.

Die „Neue Folge“ des alten Unternehmens ist eine direkte Fortsetzung des in zwanzig Bänden erschienenen früheren Werkes, belebt und verjüngt durch die freundliche Mitwirkung vieler neuer Kräfte, getragen vom Geiste der Wissenschaftlichkeit und Unparteilichkeit.

Alle Autoren auf dem Gebiete der morphologischen Wissenschaften werden gebeten, Exemplare ihrer Originalarbeiten stets sofort nach dem Erscheinen an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. G. Schwalbe, Strassburg, Artilleriewallstrasse 2, gelangen zu lassen.

Nähere Mitteilungen über den Zeitpunkt des Erscheinens, über Umfang und Preis werden später veröffentlicht werden.

Jena, Ende Juli 1896.

Die Verlagsbuchhandlung

Gustav Fischer.

Druck von Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Morphologische Arbeiten.

Herausgegeben

von

Dr. Gustav Schwalbe,
Professor der Anatomie und Director des anatomischen Instituts
an der Universität zu Strassburg i Els.

SIEBENTER BAND.

Drittes Heft.

Inhalt: **Thilenius,** Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis. — **Friedmann,** Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. — **Münch,** Ueber die Entwicklung des Knorpels des äusseren Ohres. — **Weber,** Zur Entwickelungsgeschichte des uropoetischen Apparates bei Säugern mit besonderer Berücksichtigung des Ausbildungsgrades der Urniere zur Zeit des Auftretens der bleibenden Niere. — **Frédéric,** Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Aeste der Aorta descendens beim Menschen.

Mit 7 Tafeln und 13 Figuren im Text.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Handbuch der Anatomie des Menschen in acht Bänden.

In Verbindung mit weil. Prof. Dr. A. von Brunn in Rostock, Prof. Dr. J. Disse in Marburg, Prof. Dr. Eberth in Halle, Prof. Dr. Eisler in Halle, Prof. Dr. Fick in Leipzig, Prosektor Dr. M. Heidenhain in Würzburg, Prof. Dr. F. Hochstetter in Innsbruck, Prof. Dr. M. Holl in Graz, Prof. Dr. Kallius in Göttingen, Prof. Dr. Kuhnt in Königsberg, Privatdozent Dr. Mehnert in Strassburg, Prof. Dr. F. Merkel in Göttingen, Privatdozent Dr. Nagel in Berlin, Prof. Dr. Pfitzner in Strassburg, Prof. Dr. G. Schwalbe in Strassburg, Prof. Dr. Siebenmann in Basel, Prof. Dr. F. Graf Spee in Kiel, Prof. Dr. C. Toldt in Wien, Prof. Dr. Zander in Königsberg, Prof. Dr. Ziehen in Jena, Prof. Dr. Zuckerkandl in Wien, herausgegeben von Prof. Dr. **Karl von Bardeleben** in Jena.

Lieferung 1: Band I: **Skeletlehre.** Abteilung I. **Allgemeines. Wirbelsäule. Thorax.** Von Professor Dr. **J. Disse** in Marburg. Mit 69 Abbildungen (Originalholzschnitten) im Text. 1896. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark, Einzelpreis: 4 Mark.

Lieferung 2: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** Abteilung I. **Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Von Dr. **W. Nagel**, Professor an der Universität in Berlin. Mit 70 teilweise farbigen Originalholzschnitten. 1896. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 5,50 Mark, Einzelpreis: 7 Mark.

Lieferung 3: Band I: **Skeletlehre.** Abteilung II. **Kopf.** Von Prof. Dr. F. Graf **Spee** in Kiel. Mit 102 teilweise farbigen Originalholzschnitten im Text. 1896. Preis für Abnehmer des ganzes Werkes 9 Mark, Einzelpreis: 11 Mark 50 Pf.

Lieferung 4: Band VII: **Harn- und Geschlechtsorgane.** Abteilung II. 2. Teil. **Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges.** (Männlicher und weiblicher Damm.) Von Professor Dr. **M. Holl** in Graz. Mit 34 Original-Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 3 Mark 60 Pf. Einzelpreis: 5 Mark.

Lieferung 5: Band V: **Sinnesorgane.** Abteilung I. **Haut (Integumentum commune).** Von weil. Prof. Dr. **A. von Brunn** in Rostock. Mit 117 teilweise farbigen Original-Abbildungen im Text. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes 4 Mark. Einzelpreis: 5 Mark.

Wiener Medizinische Wochenschrift No. 3, 1897:

Mit dem Erscheinen des eben genannten Werkes wird ein Platz ausgefüllt, dessen Leersein sich gewiss Vielen fühlbar gemacht hat. Die Anatomie hat weitaus mehr als andere Zweige der medizinischen Wissenschaft durch den Ausbau der Entwicklungsgeschichte und vor allem der vergleichenden Anatomie Umgestaltungen sowohl in der direkten Anschauungsweise als im Verständnis ihrer Formen erfahren. Diese zu verfolgen, kann wohl nur dem einzelnen Fachmanne möglich sein, während die letzten Jahre kein Werk gebracht haben, welches sich zur Aufgabe gemacht hätte, die Resultate vergleichender Forschung im Bereiche der einzelnen Organe, die oft so überraschendes Licht über bisher rein als Thatsache hingenommene Erscheinungen ausbreitet, in kompendiöserer, dem Arzte gewissermassen in bequemer Form vorzuführen. Diese Lücke auszufüllen, hat sich eine Reihe ausgezeichneter Fachgelehrter vereinigt. In geteiltem Gebiete wird mit Benützung der gesamten Litteratur alles Wissenswerte mit besonderem Hervorheben der Entwicklung der Organe, der Physiologie und allgemeinen Medizin in ihren Beziehungen zu ersterer zur Darstellung gebracht. In acht Bänden werden Skelet, Muskeln, Gefässe, Nervensystem, Sinnesorgane, Darmsystem, Harn- und Geschlechtsorgane und endlich allgemeine Anatomie, sowie Geschichte und Litteratur abgehandelt werden. Eine grosse Anzahl von Holzschnitten, zum Teile in Farben, wird dazu dienen, den Text zu erläutern. Zum Teile werden auch Autotypien zur Verwendung gelangen. Ausserdem wird bereits die neue Nomenklatur der anatomischen Gesellschaft zu Grunde gelegt werden. Der Umfang des Werkes, das bei gleichzeitigem Erscheinen verschiedener Bände in einzelnen Heften bis Ende 1899 vollständig in den Händen der Subskribenten sein soll, ist auf 250 Bogen berechnet. Der Preis wird dabei 125 Mark nicht übersteigen. Was die technische Ausführung anbelangt, bürgt der Name der weltbekannten Verlagsbuchhandlung dafür, dass sie dem Zwecke und der Bedeutung eines derartigen Werkes vollkommen ebenbürtig sein wird. An Verbreitung wird es diesem Werke, das an Vollständigkeit nichts zu wünschen übrig lassen wird, nicht fehlen. Eine wesentliche Erleichterung schafft die Verlagshandlung dadurch, dass sie jedes Heft einzeln käuflich macht.

Ludwig Spitzer.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Hultkrantz J. Wilhelm, Prosektor an dem Karolinischen Institut zu Stockholm, **Das Ellenbogengelenk und seine Mechanik.** Eine anatomische Studie. Mit 21 Textfiguren u. 4 Tafeln. 1897. Preis: 7 Mark.

Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. In Verbindung mit Dr. Kaestner-Leipzig, Dr. Kopsch-Berlin, Dr. Mehnert-Strassburg i. Els., Prof. Dr. C. S. Minot-Boston, U. S. A., Prof. Dr. Nicolas-Nancy, Prof. Dr. Reichard-Ann Arbor, Dr. Schaper-Boston, U. S. A., Prof Dr. Semon, Dr. Sobotta-Würzburg, Prof. Whitman-Chicago herausgegeben von Prof. Dr. **F. Keibel,** Freiburg i. Br. **I. Keibel,** Prof. Dr. F., Freiburg i. Br., **Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domesticus).** Preis: 20 Mark.

Oppel, Dr. **Albert,** Prof. a. d. Universität Freiburg i. Br., **Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Erster Teil: Der Magen.** Mit 287 Abbildungen im Text u. 5 lithogr. Tafeln. 1896. Preis: 14 Mark.

Berliner Klinische Wochenschrift No. 8, 1897:

Das vorliegende Werk, die Frucht jahrelanger und emsigster Arbeit, ist zweifelsohne eine ganz hervorragende Leistung auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie, wie eine solche unseres Wissens in gleicher Ausführlichkeit nicht existiert und seit dem bekannten Lehrbuche von Franz Leydig auch nicht versucht worden ist. Aber das letztere ist an Umfang und Vertiefung gar nicht mit dem Oppel'schen Werke zu vergleichen, und es wird der Lebensarbeit eifrigsten Schaffens bedürfen, um das letztere zu Ende zu bringen. Denn der vorliegende umfängliche I. Band beschäftigt sich nur mit einem einzigen Organ, dem Magen, es bleibt also noch genug für eine stattliche Folge weiterer Publicationen übrig.

Verf. verfolgt die Entwickeluug und Gestaltung des Magens, nachdem er zunächst in eingehendster Weise den Bauplan des Wirbeltiermagens erörtert, durch die gesamte Wirbeltierreihe, wobei dann die Litteratur in ausgiebigster Weise berücksichtigt und durch eigene Untersuchungen des Verf. ergänzt wird. Soweit es das vorhandene Material zulässt, wird auch überall gleichzeitig mit dem anatomischen das physiologische Verhalten erörtert. Zahlreiche ausgezeichnete Abbildungen sind als Holzschnitte und lithogr. Tafeln dem Werke beigegeben.

Es ist hier nicht der Ort und auch nicht unseres Amtes, auf die speziell anatomische Leistung des Verf. einzugehen. Darüber möge sich der Leser in den Fachzeitschriften ein Urteil suchen. Aber das darf anstandslos gesagt werden, dass das Oppel'sche Werk eine Leistung wissenschaftlichen Fleisses und wissenschaftlicher Gründlichkeit ist, wie sie hervorragender kaum gedacht werden kann, und dass der Leser vielfältige Belehrung und Anregung daraus schöpfen wird. Ewald.

Ende November erscheint:

—— —— **Zweiter Teil: Schlund und Darm.** Mit 343 Textabbildungen u. 4 lithogr. Tafeln. 1897. Preis: etwa 20 Mark.

—— **Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe** zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren. 1891. Preis: 7 Mark.

Retzius, Prof. Dr. **Gustaf, Biologische Untersuchungen.** Neue Folge **VII. Band.** Mit 15 Tafeln. Preis: 24 Mark.

Inhalt: 1. Ueber ein dem Saccus vasculosus entsprechendes Gebilde am Gehirn des Menschen und anderer Säugethiere. Tafel I. 2. Zur Kenntniss des Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychäten. Tafel II. u. III. 3. Das sensible Nervensystem der Crustaceen. Tafel IV—VI. 4. Ueber die Hypophysis von Myxine. Tafel VII, Fig. 1 u. 2. 5. Ueber den Bau des sog. Parietalauges von Ammocoetes. Tafel VII, Fig. 3—5. 6. Ueber das hintere Ende des Rückenmarkes bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Tafel VIII u. IX. 7. Ueber den Bau des Rückenmarkes der Selachier. Tafel X—XII. 8. Ueber einige normal durch Ankylose verschwindende Kapselgelenke zwischen den Bogen der Sacralwirbel. Tafel XIII. 9. Ueber Molluscum contagiosum. Tafel XIV. 10. Ueber die Vererbung erworbener Eigenschaften. Tafel XV.

Um den Käufern dieses Bandes die Anschaffung der vorhergehenden Bände zu erleichtern, ist der Preis derselben auf 120 Mark ermässigt worden.

—— **Das Menschenhirn.** Studien in der makroskopischen Morphologie. Mit einem Atlas von 96 Tafeln in Lichtdruck und Lithographie. 1897. Preis: 100 Mark.

Wiener Klinische Wochenschrift No. 5, 1897:

Der Verf. widmet dieses Werk dem Andenken seines gleichfalls berühmten Vaters Anders Retzius zum 100-jährigen Jubiläum seiner Geburt. Einen schöneren und wertvolleren Denkstein hätte er ihm nicht setzen können. Es ist ein Werk von bewundernswerter Pracht in der Ausstattung und von ebenso bewundernswertem Reichtum des Inhaltes.

Man wird den Atlas mit demselben Vergnügen betrachten, wie man sich an irgend einem gelungenen Prachtwerke der bildenden Kunst ergötzt.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Jahresberichte

über die Fortschritte der

Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

In Verbindung mit

Dr. **Albrecht** in Halle a. S., Prof. Dr. **von Bardeleben** in Jena, Dr. **Bauer** in Strassburg, Dr. **Boehm** in München, Dr. **Eggeling** in Zürich, Prof. Dr. **Eisler** in Halle a. S., Dr. **Endres** in Halle a. S., Prof. Dr. **Felix** in Zürich, Prof. Dr. **R. Fick** in Leipzig, Prof. Dr. **Fürst** in Lund, Prof. Dr. **Gaupp** in Freiburg i. B., Prof. Dr. **Holl** in Graz, Prof. Dr. **Hoyer** in Warschau, Prof. Dr. **Hoyer** in Krakau, Prof. Dr. **Keibel** in Freiburg i. B., Dr. **Kopsch** in Berlin, Prof. Dr. **W. Krause** in Berlin, Prof. Dr. **Kükenthal** in Jena, Dr. **Mehnert** in Strassburg, Prof. Dr. **Mollier** in München, Prof. Dr. **Obersteiner** in Wien, Prof. Dr. **Oppel** in München, Dr. **Gakutaro Osawa** in Freiburg i. B., Prof. Dr. **Pfitzner** in Strassburg, Dr. **Hans Rabl** in Wien, Prof. Dr. **Romiti** in Pisa, Prof. Dr. **Schaffer** in Wien, Prof. Dr. **Schiefferdecker** in Bonn, Prof. Dr. **E. Schmidt** in Leipzig, Dr. **M. B. Schmidt** in Strassburg, Prof. Dr. Graf **Spee** in Kiel, Prof. Dr. **Stöhr** in Zürich, Dr. **Telesnicky** in Budapest, Dr. **Thilenius** in Strassburg, Prof. Dr. **H. Virchow** in Berlin, Prof. Dr. **E. Zacharias** in Hamburg, Prof. Dr. **Zander** in Königsberg, Dr. **Ziegenhagen** in Berlin, Prof. Dr. **Ziehen** in Jena, Prof. Dr. **Zuckerkandl** in Wien

herausgegeben von

Dr. G. Schwalbe,

o. ö. Professor der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Strassburg i. E.

Neue Folge. Erster Band:

Litteratur-Verzeichnis

für die Jahre 1892, 1893, 1894, 1895

bearbeitet von

Dr. Konrad Bauer
in Strassburg.

Preis: 16 Mark.

Litteratur-Verzeichnis für das Jahr 1896 befindet sich unter der Presse.

Druck von Lippert & Co. (G. Patzsche Buchdr.), Naumburg a/S.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 00699